5 77.05
P22

PFLÜGER'S ARCHIV

FÜR DIE GESAMTE

PHYSIOLOGIE

DES MENSCHEN UND DER TIERE.

HERAUSGEGEBEN

VON

MAX VERWORN

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE UND DIREKTOR DES PHYSIOLOGISCHEN INSTITUTS
DER UNIVERSITÄT BONN

UNTER MITWIRKUNG VON

PROF. **BERNHARD SCHÖNDORFF** IN BONN.

BAND HUNDERT UND SIEBENUNDSECHZIG.

MIT 3 TAFELN, 40 TEXTFIGUREN UND
1 BILDNIS PAUL VON GRÜTZNER'S.

ZUR EHRUNG PAUL VON GRÜTZNER'S.

BONN, 1917.

VERLAG VON MARTIN HAGER.

K249(1)

Inhalt.

Ausgegeben am 30. April 1917.

Seite

Sekretion und Sekrete. Von W. Biedermann. (Aus dem physiologischen Institut der Universität Jena) 1

Untersuchungen über die Muskelstarre. Von W. Baumann, Assistenzarzt der Reserve in Tübingen. (Mit 7 Textfiguren) 117

Vergleichende Untersuchungen über den Gehalt des menschlichen Blutes an Hämoglobin und Erythrocyten in verschiedenen Teilen des Gefässsystems. Von Prof. Dr. K. Bürker-Tübingen, z. Z. als Regimentsarzt des Inf.-Reg. „Kaiser Wilhelm“ (2. württ.) Nr. 120 im Felde. (Mit 1 Textfigur) 143

Über Änderung der sauerstoffübertragenden Oberfläche des Blutes bei Änderung der respiratorischen Oberfläche der Lungen. Von Prof. Dr. K. Bürker, stud. med. R. Ederle und stud. med. F. Kircher-Tübingen. (Mit 1 Textfigur) 148

Über die Deformation von Vokalkurven. Von E. Th. v. Brücke und S. Garten. (Mit 8 Textfiguren und Tafel I und II.) (Aus dem physiologischen Institut der Universität Leipzig) 159

Über die Verschmelzung von Formen. Von Prof. Dr. Adolf Basler, Assistent am physiologischen Institut in Tübingen. (Mit 4 Textfiguren) 184

Über die Helligkeitsschwelle bewegter Felder. Von Professor Dr. Adolf Basler, Assistent am physiologischen Institut Tübingen. (Mit 6 Textfiguren) 198

Über eine neue Methode zur mikroskopischen Untersuchung innerer Organe des lebenden Tieres im durchfallenden Licht nebst dem Versuch einer Theorie der das Licht leitenden Glasstäbe. Von Professor Dr. Adolf Basler, Assistent am physiologischen Institut Tübingen. (Mit 11 Textfiguren) 228

Eine Verbesserung der Methode zur optischen Registrierung von Druck und Stromstärke. Von K. Hürthle. (Mit 1 Textfigur und Tafel III.) (Aus dem physiologischen Institut der Universität Breslau) . . . 245

Über die Frage, ob neben dem Pepsin ein anderes Enzym, Chymosin, anzunehmen ist. Von C. A. Pekelharing 254

Über das Haften von Stärke an Flüssigkeitsgrenzen. I. Versuche an Stärkekörnern. Von F. B. Hofmann. (Mit 1 Textfigur.) (Aus dem physiologischen Institut der Universität Marburg) 267

Das Verhalten von Benzoylpropionsäure, Phenyläthylalkohol und Phenoxylessigsäure im Körper des Menschen und Hundes. Von H. Thierfelder und Erich Schempp. (Aus dem physiologisch-chemischen Institut der Universität Tübingen) 280

Ein chemisches Modell des Erregungsvorganges. Von Max Verworn 289

16291

P. Grützner.

PAUL VON GRÜTZNER

ZUR FEIER SEINES 70. GEBURTSTAGES

GEWIDMET

VON SCHÜLERN UND ARBEITSGENOSSEN.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Jena.)

Sekretion und Sekrete.

Von

W. Biedermann.

Auf keinem Gebiete der Physiologie macht sich der fördernde Einfluss einer vergleichenden Betrachtung in höherem Maasse geltend, als auf dem der Sekretionslehre. Die Absonderung der Verdauungssäfte, des Harnes, Schweisses, der Milch und des Hauttalges, das sind, wenn wir von den „inneren Sekretionen“ absehen, die einzigen Gebiete, welche in der Tierphysiologie bisher Beachtung fanden. Zieht man die gangbaren Hand- und Lehrbücher zu Rate, so fällt sofort auf, dass fast immer der physiologische Begriff der Sekretion mit dem morphologischen Begriff der „Drüse“ verknüpft wird, obschon uns die vergleichende Physiologie eine Fülle von Tatsachen kennen lehrt, welche sich diesem engen Rahmen nicht fügen.

„Unter Absonderung (Sekretion) versteht man“, so heisst es in Hermann's Lehrbuch, „die Bildung von Flüssigkeiten, welche entweder in innere Hohlräume des Körpers (Darmkanal, Pleuraräume) oder auf die äussere Oberfläche ergossen werden. Die meisten werden von besonderen Absonderungsorganen oder Drüsen geliefert, einige beständig, andere nur zu gewissen Zeiten. Die Substanz der Sekrete stammt aus dem Blute, welches jedoch nur durch die geschlossene Kapillarwand hindurch Stoffe abgibt.“ Ähnlich lauten auch die Äusserungen anderer Tierphysiologen. „Die Sekretion“, sagt Asher in einem zusammenfassenden Artikel im Handwörterbuch der Naturwissenschaften Bd. 8 (G. Fischer's Verlag, Jena 1913), „besteht darin, dass Zellen Wasser und gelöste Bestandteile, gelegentlich auch nicht gelöste Substanzen abgeben oder richtiger absondern, weil das Material des Sekretes entweder unverändert oder durch Verarbeitung innerhalb der Zelle umgewandelt aus der Umgebung der Zelle stammt.“

Es liegt klar auf der Hand, dass eine so enge Begrenzung des Begriffes „Absonderung“ den tatsächlichen Verhältnissen in keiner Weise entspricht, und dass dann eine grosse Menge von Vorgängen, die ohne allen Zweifel als sekretorische zu bezeichnen sind, ganz ausser Betracht bleiben. So ist es gekommen, dass sich der Begriff „Sekretion“ im tierphysiologischen Sinne im wesentlichen auf die Absonderung der Verdauungssäfte und der „Exkrete“ (Harn, Schweiss, Galle) fixiert hat. Wie die Pflanzenphysiologie in vieler Beziehung vorausgeeilt ist, so ist auch der Sekretionsbegriff dort schon längst ein viel umfassenderer, den Tatsachen mehr entsprechender. Nach Pfeffer handelt es sich auch dann um Sekretion, „wenn plastische Stoffe aus einer Zelle austreten, um von einer anderen Zelle aufgenommen zu werden; in dieser Weise spielt die Sekretion in der Stoffwanderung und überhaupt in dem ganzen Stoffaustausch eine wichtige Rolle“. Als plastische Stoffe fasst Pfeffer „alle diejenigen zusammen, die sogleich nach dem Eintritt oder erst nach längerer Magazinierung in den Stoffumsatz gerissen werden, also dazu befähigt sind, als Nährmittel zu fungieren“.

So erscheint Sekretion aufs innigste verbunden mit jenen Vorgängen, die man als Verdauung bezeichnet, aber nicht nur in dem beschränkten Sinne der Magen-Darm-Verdauung, sondern in der wesentlich erweiterten Auffassung der „intrazellularen Verdauung“. Das Wesen der Verdauung liegt ganz allgemein in der Vorbereitung der Nährstoffe für die Assimilation, indem an sich nicht resorbierbare oder transportfähige Stoffe löslich gemacht und zugleich durch Spaltung ihrer spezifischen (körperfremden) Natur beraubt und in ein Material umgewandelt werden, aus welchem der betreffende Organismus seine eigene Leibessubstanz aufzubauen vermag. Das geschieht im Plasmakörper eines Protisten oder einer Pflanzenzelle ganz ebenso wie im Magen-Darm-Kanal eines vielzelligen Tieres. Dagegen handelt es sich bei den Sekretionsvorgängen im wesentlichen um Erzeugnisse der Dissimilation lebendiger Substanzen in dem Sinne, dass die entstehenden Stoffe durchweg „plasmafremd“ sind. Es kommt dabei nicht in Betracht, auf welchem Wege sie entstanden sind, ob es sich um Spaltungen oder um Synthesen oder um beides zugleich handelt. Soll eine Zelle auf die Dauer Sekretstoffe liefern, so muss sie natürlich auch dauernd Stoffe aus der Umgebung aufnehmen (resorbieren). Die Sekretion

setzt sich, wie sich Asher ausdrückt, „aus mindestens zwei Hauptphasen zusammen, aus einer Auslese von Stoffen aus der Umgebung der Zelle in dieselbe hinein und einer Abscheidung von Stoffen nach aussen". Resorption und Sekretion sind also Vorgänge, die aufs innigste miteinander verknüpft erscheinen und sich gewissermaassen gegenseitig bedingen. Von diesem Standpunkt aus erscheint es kaum verständlich, wenn man gewissen Zellen (namentlich des Verdauungskanals) ausschliesslich die Funktion der Stoffaufnahme (Resorptionszellen) und anderen der Stoffabgabe (Sekretionszellen) zuschreibt und Bedenken trägt, einer und derselben Zelle beiderlei Fähigkeiten zuzuerkennen. Solchen Anschauungen begegnet man namentlich in der Physiologie der Wirbellosen sehr häufig, so dass es unerlässlich ist, hier, wenn möglich, zunächst Klarheit zu schaffen und eine genauere Umgrenzung der Begriffe „Sekretion" und „Resorption" zu versuchen und sozusagen die Grenzen abzustecken. Auf den ersten Blick könnte er scheinen, als sei die Sache sehr einfach, indem man als „Sekretion" den Austritt, als Resorption den Eintritt von Stoffen aus einer Zelle resp. in eine solche bezeichnet. Wenden wir unseren Blick der Nierensekretion zu. Höber[1]) steht auf dem Standpunkt, dass gewisse Farbstoffe, deren Ausscheidung ja immerhin mit der normaler Blutbestandteile verglichen werden kann, „durch Sekretion und nicht durch Resorption" in die Zellen der Harnkanälchen gelangen. „Die in den Epithelien sichtbare Farbe befindet sich (wenigstens für die Froschniere) auf dem Ausscheidungs- und nicht auf dem Resorptionswege." Hier zeigt sich gleich die ganze Unbestimmtheit beider Begriffe. Mit dem gleichen Recht könnte man offenbar auch sagen, das Fett befinde sich in den Darmepithelien auf dem Ausscheidungs- und nicht dem Resorptionswege, oder nehmen wir als ganz einfaches Beispiel die Zellen der Wurzelhaare der Pflanzen, die doch anerkanntermaassen typische „Resorptionszellen" darstellen. Auch hier werden aus der Umgebung Stoffe (Nährsalze) in wässeriger Lösung aufgenommen, sie befinden sich aber zugleich „auf dem Ausscheidungswege", denn sie bleiben nicht als solche in der Zelle, erleiden auch sonst zunächst keine wesentliche Veränderung, sondern werden weitergegeben (ausgeschieden), um erst später an geeigneten Orten „assimiliert" zu

1) R. Höber, Physikal. Chemie der Zelle, 4. Aufl., S. 647. 1914.

werden. Jedes eine Zelle durchwandernde Teilchen befindet sich also immer zugleich auf dem Resorptions- und Ausscheidungswege. Es kann für die eine oder andere Bezeichnung unmöglich als maassgebend gelten, ob die Bewegung, wie bei Epithelien, die einen Hohlraum begrenzen, nach einer freien Zellfläche hin- oder von einer solchen weggerichtet ist, denn niemand wird Bedenken tragen, bei den Wurzelzellen einer Pflanze auch dann von Resorption zu sprechen, wenn dieselben Wasser und gelöste Stoffe nicht frei aus dem umgebenden Medium (Erde, Wasser), sondern, wie etwa bei einem Parasiten, aus den Zellen einer anderen Pflanze entnehmen. Die Leberzellen beziehen Zucker aus dem Blute durch „Resorption", desgleichen auch gelösten Blutfarbstoff, und wie sie diesen schliesslich als Gallenfarbstoff „sezernieren", so wird man mit gleichem Recht auch die synthetische Umbildung jenes in Glykogen als einen Akt intrazellularer Sekretion, die endliche Zuckerabgabe aber als extrazellulare Absonderung auffassen dürfen.

Man sieht also, dass die Richtung der Bewegung gelöster Substanzen in eine Zelle hinein zwar einen Resorptionsvorgang als solchen ausreichend charakterisiert, nicht aber lässt sich Sekretion einfach als Austritt von Stoffen aus einer Zelle definieren, denn es gibt zahlreiche Fälle von intrazellularer Sekretion, wobei die vom Protoplasten produzierten Stoffe in demselben verbleiben und hier weitere Verwendung finden oder erst im Verlauf der Zeit und nach mannigfachen Umwandlungen „ausgeschieden" werden.

Wie wenig konsequent die üblichen Bezeichnungen sind, lässt sich am besten an dem Beispiel der Schleim- und Fettbildung innerhalb gewisser Zellen zeigen. Während man allen schleimbereitenden Zellen, ob sie nun, wie in den „Schleimspeicheldrüsen" im Verbande, oder wie in den „Becherzellen" der Darmschleimhaut und der äusseren Haut niederer Wirbeltiere vereinzelt auftreten, unbedenklich sekretorischen Charakter zuschreibt, spricht man zwar von einer „Ablagerung" oder „Speicherung" von Fett innerhalb gewisser Zellen, ohne zu berücksichtigen, dass es sich, soweit die Entstehung der betreffenden Stoffe in Betracht kommt, offenbar um durchaus vergleichbare Vorgänge handelt, die sich auch histologisch auf der Basis ganz ähnlicher Plasmadifferenzierungen (Granula) vollziehen. So gut wie man das Mucin (Mucigen) als ein Sekret der Zelle bezeichnet, muss man meines Erachtens auch das Fett als solches gelten lassen, denn es ist nicht sowohl die Entleerung des

Zellproduktes nach aussen dasjenige, was einen Sekretionsvorgang in erster Linie charakterisiert, sondern vielmehr die Differenzierung des plasmafremden Stoffes, die „intraplasmatische“ Ausscheidung. Wenn der Ausdruck nicht schon anderweitig vergeben wäre, so könnte man hier am passendsten von „innerer Sekretion“ sprechen. Das zeigt sich gerade wieder sehr klar an fettbildenden Zellen. Während in der Mehrzahl der Fälle das Fett die Bildungszelle als solches nicht verlässt, sondern nur in Form seiner Spaltungsprodukte nach Ablauf eines intrazellularen Verdauungsprozesses, sehen wir in anderen Fällen, wie zum Beispiel bei den Milchdrüsen und bei der Bildung der „Kropfmilch“ der Tauben das Fett tatsächlich in grossen Mengen in ein typisches Sekret übergehen, indem es entweder wie das Mucin ausgestossen oder wie beim Hauttalg durch Zerfall der ganzen Zellen frei wird. Gerade die Milchbildung lässt sehr klar erkennen, dass das, was diesen Vorgang als einen sekretorischen charakterisiert, in erster Linie die Entstehung der spezifisch-organischen Bestandteile der Milch ist, das heisst ihre Bereitung und Ausscheidung innerhalb der Zellen (intraplasmatisch). Was mit diesen Zellprodukten weiterhin geschieht, ob und wie sie frei werden, welche Kräfte dabei wirksam sind, ist eine Frage, die nicht unmittelbar mit dem Sekretionsbegriff zusammenhängt, denn in zahllosen Fällen sehen wir solche Stoffe innerhalb der Bildungszellen verbleiben und hier entweder sofort Verwendung finden oder nach längerer oder kürzerer Zeit verbraucht werden (Reservestoffe). Seit lange unterscheidet man extra- und intrazellulare Verdauung und hat den ersteren Vorgang wohl auch als „sekretive“ Verdauung bezeichnet. In beiden Fällen handelt es sich zweifelsohne um das gleiche Geschehen, nur werden die wirksamen Stoffe (Fermente) einmal in Form einer wässerigen Lösung nach aussen entleert, anderenfalls aber bleiben sie im Plasma der Zelle, um hier ihrem Zwecke zu dienen. Wenn Hefezellen Invertase bilden, um den Rohrzucker im umgebenden Medium zu spalten, Glykose aber nur intrazellular in Alkohol und Kohlensäure verwandeln, so kann es nicht fraglich sein, dass die „Zymase“ ganz ebenso „abgesondert“ wird wie die „Invertase“, und das gleiche gilt von vielen anderen Fermenten, welche von einzelligen Organismen produziert werden. Man darf heute wohl mit einiger Bestimmtheit behaupten, dass der ganze intermediäre Stoffwechsel zum guten Teil durch intrazellulare Fermente vermittelt wird, welche,

wenn man den Tatsachen nicht Gewalt antun will, im gleichen Sinne als „Zellsekrete“ aufgefasst werden müssen wie die typischen Verdauungsenzyme der Drüsensäfte. Zahllose einzellige Tiere (Amöben, Infusorien) liefern eine Fülle von Beispielen, wo wir Schritt für Schritt den Ablauf intrazellularer Verdauung unter dem Mikroskop beobachten und zugleich feststellen können, dass es hier zu einer typischen intrazellularen Sekretion einer erst sauer, später alkalisch reagierenden Flüssigkeit kommt, welche ohne Zweifel auch wirksame Fermente enthält und als „Verdauungsvakuole“ die eingeführten Nahrungsstoffe umschliesst. Aber auch in solchen Fällen, wo eine solche Tropfenbildung nicht erfolgt und das Verdauungsobjekt vom Plasma dicht umschlossen wird, müssen wir annehmen, dass Fermente als Plasmaprodukte das chemisch wirksame Agens sind.

1. Die Wasserabsonderung.

Es trägt vielleicht zur Klarstellung der vorliegenden Fragen bei, wenn man die Sekretionsvorgänge in physikalische und chemische trennt in dem Sinne, dass gewisse Stoffe unverändert eine Zelle durchsetzen können, wie es in erster Linie von dem Wasser und oft auch darin gelösten anorganischen oder organischen Körpern (Salze, Zucker usw.) gilt, oder aber auf ihrem Wege durch das Plasma oder aus demselben erst entstehend, mehr oder weniger tiefgreifende chemische Umwandlungen erfahren (Stärke, Glykogen, Fettbildung usw.). So stellt sich denn die Wasserabsonderung gewissermaassen als der elementarste Sekretionsvorgang dar. In der Wasserabscheidung liegt, wie Pfeffer sagt, „nur ein Spezialfall der mannigfachen Austausch- und Ausscheidungsvorgänge vor, ohne die eine lebendige Zelle nicht existieren kann. Sofern nur einzelne Teile mit einer auffälligen Sekretion betraut sind, kann man dieselben allgemein als Drüsen bezeichnen, gleichviel, ob es sich um eine einzelne Zelle oder um kompliziert gebaute Organe handelt“. Wenn irgendeine Zelle Wasser abscheidet (sezerniert), so muss sie es entweder von aussen beziehen (resorbieren), oder aus dem Plasma „abpressen“, gleichgültig, ob und wieviel sonstige Stoffe in dem „Sekret“ gelöst sind.

Wie Pfeffer zeigte, gelingt es, durch Einführung osmotisch wirksamer Substanzen lokale Wasserabsonderung in Form von Vakuolen (Tropfen) zu bewirken. Als Objekte eignen sich vorzüglich Plasmodien von Myxomyceten, von denen es ja bekannt ist, dass sie feste Partikel löslicher Stoffe aufzunehmen ver-

mögen. Pfeffer verwendete besonders Asparagin und Gips, ausserdem auch Kristalloide von Vitellin und Calciumphosphat. Wird nach Aufnahme von Asparagin die gesättigte Lösung durch Wasser ersetzt, so erscheint sehr bald jedes Asparaginstückchen von einer Vakuole umschlossen, die zu bedeutender Grösse heranwachsen kann. War die Aufnahme sehr reichlich, so kann das Plasmodium in eine schaumige Masse umgewandelt werden, wie man es ja auch sonst bei Pflanzen- und Tierzellen oft beobachtet. Die durch Asparagin neugebildeten grossen Vakuolen stimmen in jeder Hinsicht mit den normal im Plasmodium vorkommenden kleineren überein, und man darf daher wohl annehmen, dass auch für diese die Entstehungsursachen im wesentlichen die gleichen sein werden. Unter allen Umständen ist für ihre Existenz eine gewisse osmotische Leistung des Inhaltes notwendig, denn ohne eine solche findet unter dem von der Umhüllung ausgehenden Zentraldruck Verkleinerung bis zum gänzlichen Schwinden statt. Besonders deutlich tritt die Abhängigkeit der Vakuolenbildung vom osmotischen Druck des Inhaltes in jenen für Pflanzenzellen geradezu typischen Fällen hervor, wo die intrazellulare Wasseransammlung so bedeutend geworden ist, dass fast der ganze Raum der Zelle von einer einzigen zentralen Vakuole (Zellsaft) ausgefüllt erscheint, während der umschliessende Protoplase zu einer mehr oder weniger dünnen Wandschicht reduziert ist, die durch den osmotischen Druck des Zellinhaltes mit grosser Kraft gegen die Zellulosemembran gepresst wird. An solchen Zellen hat Pfeffer bekanntlich zuerst den „osmotischen Druck“ gemessen. Man sieht leicht, dass so durch intraplasmatisch abgeschiedene oder auch von aussen in einen membranlosen Protoplasten hereingelangende, osmotisch wirksame Substanzen eine zentripetale Wasserströmung bedingt wird, die sich als Vakuolenbildung äussert und in jedem Falle an die Semipermeabilität der Plasma- resp. der Vakuolenhaut geknüpft ist. Handelt es sich um eine Zelle, deren Innenraum zum grössten Teil von Zellsaft erfüllt wird, so macht der ganze Vorgang den Eindruck einer „Resorption“ von Wasser aus der Umgebung; ist dagegen umgekehrt die Masse des Plasmakörpers gross im Vergleich zu einer darin auftretenden Vakuole, so würde man vielleicht eher geneigt sein, von einer intrazellularen Wasser-„Sekretion“ zu sprechen. Selbstverständlich ist das Wesen des Vorganges in beiden Fällen völlig gleich. Das, was von der lebenden Zellen aktiv erzeugt und intraplasmatisch abgeschieden wird, ist nicht sowohl das

Wasser, als vielmehr die osmotisch wirksame Substanz (bzw. ein Substanzgemisch), die nun ihrerseits einen osmotischen Wassereintritt von aussen her bedingt. Es bedarf dann nur einer geringen Änderung der normalen Durchlässigkeit der Plasmahaut, um zu einem Austritt von Wasser aus der Zelle und damit zu einer Turgorabnahme zu führen, worauf ja, wie bekannt, die meisten „aktiven" Bewegungen von Pflanzenteilen beruhen. Das Primäre bei allen diesen Erscheinungen ist stets eine durch „Reize" hervorgerufene Veränderung des lebenden Protoplasten, welche seine Widerstandfähigkeit gegen den Turgordruck mindert und zu einer Druckfiltration (extrazellularen Sekretion) von Wasser führt. Dass nur eine solche „Veränderung" der Eigenschaften der lebenden Plasmahaut und nicht der hohe Turgordruck an sich eine solche Filtration bedingen kann, ist klar, wenn man berücksichtigt, dass nach Erreichung des vollen Turgordruckes allseitig Gleichgewicht zwischen Ein- und Ausstrom herrscht; zuvor muss überall, wo Austausch möglich ist, die Wasseraufnahme überwiegen.

Um eine rein osmotisch verursachte Wasserausscheidung („plasmolytische Wassersekretion" Pfeffer's) handelt es sich, wie man meist annimmt, bei den Nektarien der Blütenpflanzen. „Um ein Nektarium herzustellen, hat die Pflanze an geeigneter Stelle für extrazellulare Schaffung und Erhaltung von Zucker usw. zu sorgen, mit dessen Existenz an solchen permeablen Stellen sich als notwendige Folge die plasmolytische Hervortreibung von Wasser und hierdurch die Erhaltung des Lösungszustandes ergibt" (Pfeffer). Dass natürlich auch hier die Sekretion in letzter Linie von der lebendigen Tätigkeit der betreffenden Zellen abhängt, ist selbstverständlich; denn dieser verdanken ja allein die extrazellular (wie früher die intrazellular) osmotisch wirksamen Stoffe ihren Ursprung, sie sind sozusagen „primäre Sekrete".

In grossartigem Maassstabe tritt uns eine echte Absonderung von Wasser (resp. auch in Wasser gelösten Substanzen) in der Erscheinung des „Blutens" der noch mit der Wurzel in Zusammenhang stehenden Schnittflächen abgeschnittener Stengel und Stämme entgegen. Es kann nicht die Rede davon sein, dass es sich hier einfach um eine von den Wurzelhaaren ausgehende, osmotische, von Zelle zu Zelle fortschreitende Saugung handelt, das Bluten erfolgt vielmehr ausschliesslich aus den Gefässen, die in der normalen Pflanze nach unten und nach den Seiten hin von lebenden Zellen umschlossen

sind, nach oben aber kontinuierlich mit anderen Gefässen zusammenhängen. Es fragt sich also, wie aus jenen Parenchymzellen Wasser in das Gefässlumen übertreten kann. Die Menge von Blutungssaft, welche von dem Wurzelsystem einer Pflanze abgegeben werden kann, ist sehr bedeutend und kann bis zu 50 Liter pro Tag ansteigen (Caryota urens). Auch ist es sehr bemerkenswert, dass diese Sekretion unter beträchtlichem Druck erfolgt (bis zu 1924 mm Hg bei Betula lenta), dessen Messung durch Stephan Hales bekanntlich der Ausgangspunkt der Blutdruckmessung wurde. Wenn es sich hier gewissermassen um einen pathologischen Vorgang handelt, so finden wir in sehr vielen Fällen auch physiologisches „Bluten", das heisst eine Wasserabsonderung der unverletzten Pflanze, die sich dann unmittelbar als Sekretionsvorgang charakterisiert. „Unter günstigen Bedingungen, vor allem bei starker Bodenfeuchtigkeit und bei gehemmter Transpiration (besonders nachts) wird hauptsächlich durch Wurzeltätigkeit in das ganze Gefässsystem bei vielen krautartigen Pflanzen (aber auch Bäumen) Wasser mit solcher Gewalt eingepresst, dass an Orten geringeren Filtrationswiderstandes eine Ausscheidung in Tropfenform erfolgt. Ein einzelnes Blatt von Colocasia antiquorum kann bis zu 100 g Wasser in einer Nacht liefern (in dem sich nur Spuren organischer Substanz und Asche nachweisen lassen. Für diese Wassersekretion sind vielfach besondere mehrzellige Organe (Wasserdrüsen, Hydathoden) entwickelt, welche durch Spaltöffnungen besonderer Grösse nach aussen münden (Primula, Fuchsia)" (Jost)[1]). Ob und inwieweit sich die zwischen die wasserführenden Gefässe und die Spaltöffnungen gelagerten Parenchymzellen aktiv an der Wasserausscheidung beteiligen, ist zweifelhaft, die Hauptsache bleibt jedenfalls der im Gefässsystem herrschende „Blutungsdruck", wenngleich aktive, das heisst an sich sekretorisch fungierende Hydathoden in manchen Fällen sichergestellt sind. Auch ist es nicht immer reines Wasser, das abgesondert wird, sondern vielfach kommen auch reichlich Salze (Kalk) oder Säuren zur Ausscheidung.

Man könnte geradezu das Wurzelsystem einer Pflanze als eine riesige, verzweigte Drüse bezeichnen, die einerseits Wasser aus dem Boden aufnimmt (resorbiert), andererseits aber durch die Gefässe, die sozusagen als Ausführungsgänge fungieren, das Wasser über die ganze Pflanze verbreiten.

---

1) L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl. 1913.

Man sieht, dass es sich hier um Erscheinungen handelt, welche unmittelbar zu einem Vergleich mit der Absonderung flüssiger wasserreicher Sekrete seitens tierischer Drüsen herausfordern, und man kann nicht einmal sagen, dass die Verhältnisse bei den Pflanzen sehr viel einfacher liegen. Jedenfalls bieten sie dem Versuch einer physikalischen Analyse nicht mindere Schwierigkeiten. In beiden Fällen handelt es sich um das Problem, wie eine einseitige Auspressung von Flüssigkeit aus einer Zelle erfolgen kann, zumal da das Produkt der Sekretion von fast reinem Wasser bis zu relativ hoch konzentrierten Lösungen wechseln kann. „Allgemeine Bedingung für einen einseitigen Wasseraustritt ist," wie Pfeffer (Stud. zur Energetik der Pflanzen 1892 S. 265) sagt, „dass an dem bezüglichen Flächenstück der Zelle der Austritt von Wasser den Eintritt überwiegt. Ohne Ausgabe gelöster Substanz und ohne osmotische Saugung ist dieses nur erzielbar, indem im Innern der Zelle lokal eine Differenz der Konzentration, das heisst der osmotischen Leistungsfähigkeit, oder ein genügender Temperaturunterschied unterhalten wird. Ferner wäre dieses Ziel durch periodische Volumschwankungen (Kontraktionen) der Zellen erreichbar, wenn durch irgendwelche Eigenschaften der Zellhaut oder des Protoplasmas die Filtrationswiderstände von ungleichem Wert, also einseitig gefördert wären. Jedenfalls ist aber eine besondere Aktivität (ein Energieaufwand) zur Erzielung von einseitiger Wasserauspressung notwendig." Ein von Jost (l. c.) angeführtes Beispiel mag dies noch näher erläutern. „Wir stellen uns vor, eine Zelle enthalte in ihrer Vakuole eine 10%ige Zuckerlösung und sei wassergesättigt; Wasserausfuhr und -einfuhr halten sich also die Wage. Nehmen wir nun an, der Zucker werde plötzlich zur Hälfte verbrannt, so muss selbstverständlich die Zelle Wasser abgeben, denn eine 5%ige Zuckerlösung vermag keinen so hohen Turgordruck herzustellen wie eine 10%ige. Wenn aber diese Zuckerzerstörung nur an einer Seite der Zelle vor sich geht, wird auch nur an dieser die Wasserausscheidung erfolgen, und zwar so lange, als die Konzentrationsdifferenz zwischen den beiden Seiten besteht. Ein solcher Konzentrationsunterschied wäre im physikalischen Experiment nicht zu erhalten, da ja notwendig auf dem Wege der Diffusion ein Ausgleich stattfinden muss; wenn er also in der Pflanze hergestellt und erhalten wird, so muss man sich darüber klar werden, dass da Vorgänge eingreifen, wie sie die lebenstätige Zelle jederzeit

liefern kann, der physikalische Apparat (die Pfeffer'sche osmotische Zelle) nicht. Damit stimmt nun auch, dass die einseitige Wasserauspressung sofort sistiert wird, wenn wir die Zellen durch O-Entziehung oder durch Chloroform zu nicht lebenstätigen, rein physikalischen Apparaten herabdrücken". Sicher darf es als ausgeschlossen gelten, den Blutungsdruck schlechtweg und in allen Teilen als osmotischen Druck zu betrachten, da jede Proportionalität zwischen der Druckhöhe des Saftes und seiner Konzentration fehlt. Jeder solchen Wasserabscheidung, wie sie eben betrachtet wurden, liegt eben unter allen Umständen die sekretorische Leistung lebender Zellen zugrunde, die restlos physikalisch und chemisch zu erklären bis jetzt nicht gelungen ist. Darüber darf man sich keiner Täuschung hingeben.

Es gibt auch noch andere Fälle von intra- wie extrazellularer Wasserausscheidung, bei welchen osmotische Kräfte an sich nicht in Frage kommen, sondern eine aktive Triebkraft der lebenden Substanz vorausgesetzt werden muss. Dies gilt zum Beispiel von der Vakuolenbildung bei Radiolarien, die, wie Verworn[1]) gezeigt hat, für das Schweben dieser Organismen im Meerwasser von der grössten Bedeutung ist. Die Vakuolenflüssigkeit ist hier spezifisch leichter, zeigt also, wenn überhaupt, einen geringeren Salzgehalt als das Meerwasser. Da die Radiolarien membranlose Zellen darstellen, so wird man bei der leichten Durchlässigkeit der meisten lebenden Zellen für Wasser annehmen dürfen, dass der osmotische Druck im Innern sehr annähernd denselben Wert besitzt wie der osmotische Druck des umgebenden Mediums. Wenn demnach, wie es den Anschein hat, in diesem Falle Wasser von Orten höheren zu solchen niederen osmotischen Druckes getrieben (abgepresst) wird, so kann das offenbar nur durch einen besonderen Energieaufwand der lebenden Zelle erfolgen. Zu einer solchen Annahme gelangt man nun auch in sehr vielen, ja man darf vielleicht sagen, der grossen Mehrzahl der Fälle extrazellularer Wasserausscheidung seitens tierischer Zellen, und gerade typische Drüsen liefern dafür sehr bezeichnende Beispiele. Nur selten entspricht der osmotische Druck eines Sekretes annähernd dem der Flüssigkeit, aus welcher die absondernden Zellen das Wasser

1) M. Verworn, Über die Fähigkeit der Zelle, aktiv ihr spezif. Gewicht zu ändern. Dieses Arch. Bd. 53. 1892.

einseitig entnehmen (Blut und Lymphe). Dies gilt beispielsweise von der Milch und der Galle. Aber eine nähere Betrachtung ergibt sehr bald, dass der Gleichheit der osmotischen Druckwerte keineswegs auch Gleichheit der Zusammensetzung in bezug auf die osmotisch wirksamen Bestandteile entspricht. Der osmotische Druck der Milch ist zum grössten Teil durch Milchzucker bedingt, im übrigen aber an K- und Na-Salze geknüpft. In der menschlichen Milch, die etwa 6 % Zucker enthält, bedingt dieser ca. 70 % des gesamten osmotischen Druckes. Da nun trotz der grossen Verschiedenheit der Zusammensetzung der Milch bei verschiedenen Tierarten und auch bei einem Individuum unter verschiedenen Umständen die Isotonie des Sekretes mit der Körperflüssigkeit festgehalten wird, die löslichen Aschenbestandteile der Milch also unter allen Umständen einen geringeren Druck ausüben als im Blut, so ist klar, dass die Identität des Druckes in seiner Gesamtheit (Asche und Zucker) „ein offenbar zu bestimmten Zwecken angestrebtes Ziel ist, dessen Erreichung besondere Arbeit (seitens der Zellen) erfordert" (Höber). Bei der Galle scheint es sich ähnlich zu verhalten, so dass also „die Blutflüssigkeit, welche ja auf jeden Fall die Hauptgrundlage für jedes Sekret abgibt, in verschiedener und ganz bestimmter Weise von den Drüsen umgearbeitet wird". Als Beispiel eines Sekretes (Exkretes), dessen osmotischer Druck wenigstens bei Säugetieren in der Regel viel höher ist als der des Blutes, sei der Harn erwähnt (bei Amphibien und Süsswasserfischen verhält es sich, allerdings gerade umgekehrt, und auch beim Menschen kommt es unter Umständen zur Ausscheidung eines hypotonischen Harnes). „Der hypertonische Harn enthält nun aber keineswegs die einzelnen Blutbestandteile in einer so und soviel mal grösseren Konzentration als das Blut, denn wenn zum Beispiel der Kochsalzgehalt des Blutes von ca. 0,58 % auf 1 % steigt, so verdoppelt sich nicht nur der Harnstoffgehalt des Blutes im Harn, sondern er wächst von 0,05 % bis zu 2,3 % an, während zugleich der Zuckergehalt von 0,1—0,15 % auf Spuren absinkt, um in pathologischen Fällen ganz unverhältnismässig und eventuell auf 10 % anzuwachsen. Wir finden also, dass hier geradeso wie bei der Herstellung blutisotonischer Sekrete an jedem einzelnen Bestandteile des Blutes eine bestimmte osmotische Arbeit vollzogen wird" (Höber).

Man muss also notwendig den Nierenzellen die Fähigkeit zuerkennen, sowohl grössere wie geringere Konzentrationen herzustellen,

eine Wassersekretion oder -resorption zu vermitteln, oder ihnen die Fähigkeit zuschreiben, die Salze des ursprünglichen Transsudates stärker zu resorbieren als das Wasser, wenn es sich um einen hypotonischen Harn handelt. Da dies zugleich eine Bewegung der Salze von Orten niedrigerer zu solchen höherer Konzentration (also entgegengesetzt den partiellen Diffusionsgefällen) voraussetzt, so könnte eine solche Resorption nur auf einer Tätigkeit der betreffenden Zellen beruhen. Unter allen Umständen ist die Annahme einer aktiven Zelltätigkeit im Sinne einer Sekretion oder Resorption nicht zu umgehen, ob man diese nun in die Epithelien der Glomeruli oder der Harnkanälchen oder beider verlegt.

Betrachten wir endlich als Beispiel eines normalerweise stets hypotonischen Sekretes den Speichel, so bieten sich hier, namentlich bei den sogenannten Schleimspeicheldrüsen, besonders interessante Verhältnisse der Wasserabsonderung dar. Der Gehalt des Speichels und zwar sowohl des gemischten Mundspeichels wie des Sekretes der einzelnen grossen Speicheldrüsen, an osmotisch wirksamen Bestandteilen (Salzen) ist immer sehr viel geringer als in der Lymphe oder Blutflüssigkeit, so dass eine rein osmotische Wasserabsonderung hier von vornherein ausgeschlossen erscheint. Dazu kommt noch, dass das Sekret der Schleimspeicheldrüsen, wie schon der berühmte Versuch von Ludwig zeigte, unter einem Drucke abgesondert wird, der den arteriellen Blutdruck weit übertrifft. Weder Osmose noch Filtration kann daher in diesem Falle als Triebkraft des Wasserstromes aus der Zelle angesehen werden. Kurz und bündig drückt sich Tigerstedt in seinem Lehrbuch über die Sachlage aus: „Über die Rolle osmotischer Vorgänge bei der (Speichel-)Drüsentätigkeit besitzen wir nur unbedeutende Erfahrungen, und diese genügen keineswegs, um dem Flüssigkeitsaustritt eine theoretische Deutung zu geben. Vielmehr deutet die geringe Gefrierpunktserniedrigung des Speichels, die etwa 0,13—0,27 ° C. kleiner ist als die des Blutes, darauf hin, dass hier andere Kräfte tätig sind. Bis auf weiteres müssen wir also auch den Wasseraustritt als Ausdruck einer Leistung der zelligen Elemente der Drüse auffassen."

Worin besteht nun diese „Leistung", ist sie ein Geschehen, das ganz ausserhalb des Rahmens physikalisch-chemischer Vorgänge steht, oder lässt sich schon auf Grund unserer heutigen Kenntnisse wenigstens einiges darüber aussagen? Ich bin der Meinung, dass dies, wenn auch nur in beschränktem Grade, möglich ist, und gerade die

„Schleimsekretion“ scheint mir geeignet, dies zu beweisen. Wir müssen uns erinnern, dass die Absonderung der typischen Schleimspeicheldrüsen unter so auffallend hohem Druck stattfindet, eine Tatsache, die, wie mir scheint, bei allen theoretischen Betrachtungen über Sekretion nicht ausreichend gewürdigt worden ist, obschon es sich um einen Vorgang handelt, der, auch abgesehen von den Schleimspeicheldrüsen bei tierischen Zellen, in weitester Verbreitung bekannt ist, und auch Pflanzenzellen liefern, wie schon erwähnt, Beispiele, die, wenigstens was die erzielten Druckwirkungen anlangt, den Vergleich mit jenen geradezu herausfordern. Freilich handelt es sich hier in den gewöhnlich allein berücksichtigten Fällen um Wasseraufnahme durch Quellung seitens nicht lebendiger Zellprodukte, „geformter Sekrete“ (Membranen), die aber letzten Endes doch ebensogut Absonderungen, das heisst Produkte einer chemischen Differenzierung der lebenden Zelle, darstellen wie etwa intrazellular abgeschiedenes Mucin.

In bezug auf die Bewertung des osmotischen Druckes als Triebkraft für den sekretiven oder resorptiven Wasserstrom hat man sich meines Erachtens allzusehr an das Schema der membranumhüllten Pflanzenzelle gehalten, die ja naturgemäss den Ausgangspunkt der ganzen Lehre bildete. Man hat nicht genügend berücksichtigt, dass das auf osmotischem Wege aufgenommene Wasser nicht immer frei, als Lösungsmittel anorganischer und organischer osmotisch wirksamer Stoffe in Form von Vakuolen (Zellsaft) ausgeschieden wird, sondern dass auch die lebendige Substanz als solche wasserhaltig ist, und dass dieses Wasser als „Quellungswasser“ darin enthalten ist. Wir wollen aber von dieser Tatsache vorläufig ganz absehen und uns nur vergegenwärtigen, dass unter Umständen, und zwar ausserordentlich häufig, auch intrazellular Stoffe produziert (sezerniert) werden, welche ein ausgeprägtes Quellungsvermögen besitzen, und zu diesen rechnet eben auch das Mucin. Es muss daher, wie mir scheint, unter allen Umständen mit der Tatsache gerechnet werden, dass Wassereinund -austritt bei pflanzlichen oder tierischen Zellen nicht allein auf osmotischem Wege erfolgen kann, sondern dass auch Quellung und Entquellung dabei eine nicht minder wichtige Rolle spielen. Schon vor langen Jahren hat Hering den hohen Druck, unter welchem das Sekret der Submaxillardrüse des Hundes geliefert wird, auf Quellung bezogen, und ich glaube, dass wir auch heute trotz des Widerspruches von mancher Seite keine

andere Möglichkeit der Erklärung haben. Die histologische Untersuchung ergibt, dass die Schleimsekretion sich wie in so vielen anderen Fällen unter Vakuolenbildung vollzieht. Die sezernierenden Zellen sind mit Körnchen (Granula) erfüllt, welche als eine Vorstufe des Mucins (Mucigen) anzusehen sind und bei der Sekretbildung allmählich aufgebraucht werden; meist unter den Erscheinungen der Quellung und des darauffolgenden Zusammenfliessens der Tropfen (Vakuolen) kommt es in einer membranumhüllten Zelle zur Bildung quellbarer Stoffe, so kann auch auf diesem Wege ein „Turgor" entstehen, der nun zum guten Teil durch Quellung verursacht ist, wie es in so vielen Fällen beim zelligen Bindegewebe der Fall ist (Stützzellen in der Achse des Tentakel bei Hydrozoen).

Sieht man von aktiven Bewegungen (Kontraktionen) sezernierender oder resorbierender Zellen ab, für deren Vorhandensein bisher keine sicheren Beweise erbracht sind, so bleiben also, soweit unsere heutigen Kenntnisse reichen, als Triebkräfte der Wasserbewegung lediglich Osmose und Quellung übrig. Eine restlose Erklärung ist aber freilich noch kaum in einem Falle möglich, und wir sehen uns immer wieder vor das Problem der „aktiven Zelltätigkeit" gestellt. Darauf näher einzugehen, ist hier nicht der Ort.

2. Die Absonderung spezifischer Sekretbestandteile.

Der grosse Wassergehalt der meisten typischen Drüsensekrete, also ihre flüssige Beschaffenheit, hat die Aufmerksamkeit so sehr auf sich gezogen, dass auch alle theoretischen Betrachtungen über Sekretion in erster Linie den Vorgang der Wasserabsonderung berücksichtigen, auf welchen die moderne physikalische Chemie schon so viel Licht geworfen hat, wenngleich eine restlose Erklärung noch immer nicht erreicht ist. Was wir bisher über die Absonderung der spezifischen organischen Sekretbestandteile erfahren haben, ist in erster Linie der mikroskopischen Untersuchung von Drüsenzellen in verschiedenen Stadien ihrer Tätigkeit zu verdanken, einer Methode, die noch weitere Aufschlüsse verspricht, wenn erst die Mikrochemie noch mehr Anwendung finden wird, als es bis jetzt der Fall gewesen ist. Von den Ergebnissen, welche die histo-physiologische Untersuchung pflanzlicher und tierischer Zellen, die zweifellos als sezernierende Elemente anzusehen sind, bisher erzielte, scheint mir eine Tatsache besonders bemerkenswert. Es ist das so überaus häufige Auftreten von kleinen und grösseren geformten Elementen (Körnchen, Granula),

sowie von Flüssigkeitstropfen (Vakuolen) im Plasma der betreffenden Zellen. Soweit „Sekretion“ in irgendeiner Zelle überhaupt einen morphologischen Ausdruck findet, sehen wir sie in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle an solche Gebilde geknüpft, die darum aber keineswegs als fertiges Sekret zu bezeichnen sind, sondern vielmehr als vorbestimmte Orte oder Herde seiner Entstehung, die selbst einer inneren Differenzierung des Plasmas, wenn man will, einer inneren Sekretion ihre Entstehung verdanken, ob nun das endgültige Produkt zur „Ausscheidung“ bestimmt ist oder in der Zelle selbst weitere Verwertung findet. In solchen Gebilden schafft, wie sich Gurwitsch[1]) ausdrückt, die Zelle „kleine Laboratorien, welche als Zentren weitgehender chemischer Umsätze funktionieren können und, was besonders wichtig erscheint, sowohl zur Aufnahme und Speicherung der Stoffe aus den umgebenden Nährflüssigkeiten, wie zur Bildung scharf umschriebener Depots des fertigen Sekretes befähigt sind“. Wenn wir nun auch sehen, dass fast alle typischen Drüsenzellen solche Granula als Vorstufen oder richtiger Entwicklungsherde des typischen Sekretes erzeugen, so darf doch nicht vergessen werden, dass auch andere Zellprodukte, die man gewöhnlich nicht als „Sekrete“ bezeichnet, und die jedenfalls nicht zur Ausscheidung bestimmt sind, in ganz gleicher Weise entstehen. Auf der Basis solcher „granulärer“ Differenzierungen im Plasma einer Zelle vollzieht sich nicht nur die Schleim- und Fettbildung, sondern auch die der Fermente und zahlreicher anderer, stofflich ganz verschiedener Sekrete in grösster Allgemeinheit. Wie die Funktion, so wird natürlich auch die Natur und insbesondere die chemische Beschaffenheit der Granula in den einzelnen Fällen als weitgehend verschieden vorausgesetzt werden müssen; unter allen Umständen aber handelt es sich nicht einfach um abgegrenzte kleine Partien des Plasmas der betreffenden Zelle, sondern um Differenzierungsprodukte, die von demselben schon ebenso verschieden sind wie das, was schliesslich aus ihnen wird. Das „Mucigen“ ist nicht Plasma, auch nicht Mucin, und das gleiche gilt von den granulären Vorstufen der Fermente. Nimmt man diesen Standpunkt ein, so wird man über die physiologische Gleichwertigkeit solcher typischer „Sekret-Granula“ mit vielen anderen sichtbaren Plasmadifferenzierungen als Stätten

1) A. Gurwitsch, Morphologie und Biologie der Zelle. G. Fischer, Jena 1914.

einer besonders gearteten chemischen Tätigkeit der Zelle nicht im Zweifel sein, so verschieden auch ihre morphologische Ausgestaltung sein mag. Es handelt sich teils um Gebilde, welche an der Grenze der Sichtbarkeit stehen und dann meist als „Mikrosomen" beschrieben werden, ohne dass man zurzeit, abgesehen von ihrem verschiedenen Verhalten gegen Tinktionsmittel, etwas Näheres über ihr Wesen und ihre Bedeutung auszusagen vermag, andererseits aber um Plasmaeinschlüsse von sehr beträchtlicher Grösse, deren Struktur und chemische Zusammensetzung bisweilen so kompliziert ist, dass ein Vergleich mit jenen „Sekretkörnchen" auf den ersten Blick als ganz unzulässig erscheinen könnte. Dennoch halte ich einen solchen in Hinblick auf ihre physiologische Bedeutung als Stätten eines ganz speziellen chemischen Geschehens in der Zelle für gerechtfertigt. Lassen wir für einen Augenblick die Absonderung des Wassers als Lösungsmittel der spezifischen Bestandteile eines flüssigen Sekretes ganz ausser Betracht, wozu um so eher Grund vorliegt, als in manchen Drüsen es nicht einmal dieselben Elemente zu sein scheinen, welche Wasser und Sekretstoffe absondern, so erscheint die Bildung der letzteren als das Wesentliche. In Hinblick darauf, dass spezifische Sekretbestandteile sich ganz allgemein als chemisch verschieden vom Plasma erweisen, und dass andererseits alle Erzeugnisse des letzteren, auch wenn sie nicht zur „Ausscheidung" bestimmt sind, in ganz gleicher Weise durch einen besonderen, meist streng lokalisierten Chemismus innerhalb der Zelle entstehen — ich erinnere nur an die Stärke- und Glykogenablagerung, sowie an die Speicherung von kristallinischen Eiweisskörpern —, wird man nicht umhin können, den Begriff intrazellularer Sekretion auch auf die Bildung solcher, gewöhnlich nicht als Sekrete bezeichneter Stoffe auszudehnen. Ich wüsste in der Tat nicht, was uns verhindern könnte, zu sagen, dass eine Leberzelle, welche aus dem Blute Zucker aufnimmt (resorbiert), aus diesem nachher ein Polysacharid (Glykogen) intrazellular bildet („absondert"), nicht anders wie eine Darmepithelzelle aus Fettsäuren und Glycerin Fett bildet und auf der Basis eines Granulums intraplasmatisch ausscheidet. Wenn wir keinen Anstand nehmen, die Bildung der Gallensäuren und Gallenfarbstoffe als eine sekretorische Leistung zu bezeichnen, so erscheint es doch nur folgerichtig, auch das Glykogen als (geformtes) Sekret aufzufassen, um so mehr, als es ja ebenso wie jene schliesslich zur Ausscheidung bestimmt ist. So wären denn als „Sekrete" alle wie immer gear-

teten plasmafremden Stoffe zu bezeichnen, welche zu irgendeiner Zeit während des Lebens in einer Zelle auftreten, um entweder in deren Innerem zu verbleiben oder nach aussen abgegeben zu werden, gleichgültig, ob dieselben gasförmig, flüssig oder fest sind, ob sie Produkte eines mehr oder weniger komplizierten chemischen Prozesses darstellen oder (wie Wasser und anorganische Salze) die Zelle unverändert durchsetzen.

Es ist klar, dass für einen Sekretionsvorgang nicht die mechanische Ausscheidung der von einer einzelnen Zelle oder einem Komplex von solchen gebildeten oder sie einfach durchsetzenden Stoffe als wesentlich gelten kann, sondern, soweit es sich um Produkte der lebendigen Tätigkeit des Plasmas handelt, lediglich der Chemismus, dem sie ihre Entstehung verdanken. Eine Hefezelle bildet eine Menge von Fermenten, es tritt aber ausser Invertase kein einziges aus, sondern sie finden intrazellular weitere Verwendung. Gleichwohl wird man sie ebensogut, wie die Invertase, als „Sekrete" bezeichnen müssen. Nicht immer, ja nicht einmal in der Mehrzahl der Fälle sind aber Sekretstoffe Erzeugnisse der eigenen metabolischen Tätigkeit der Zellen, eines „autonomen Chemismus", wie zum Beispiel Mucin, Gallensäuren, Milchzucker, Kasein usw., sondern oft handelt es sich lediglich um eine mehr oder weniger weitgehende chemische Umformung von aussen aufgenommener (resorbierter) Substanzen (Fett, Glykogen, Stärke, Eiweisskörper usw.), und schliesslich kann auch eine solche ganz fehlen, wie bei Wasser und darin gelösten organischen- und anorganischen Bestandteilen, wie dies in typischer Weise bei der Aufnahme und Weiterbeförderung des Wassers durch Pflanzenwurzeln oder bei der Nierentätigkeit der Tiere hervortritt. In solchen Fällen fügt die Zelle nichts Neues Selbstproduziertes hinzu, sie ändert nichts an der qualitativen Zusammensetzung der resorbierten Lösung, sondern beeinflusst höchstens das quantitative Verhältnis der gelösten Stoffe. Es tritt dann das physikalische Geschehen der Aufnahme (Resorption) und Abgabe (Sekretion) in den Vordergrund. Begreiflicherweise haben aber gerade diese Vorgänge das Interesse der Physiologen bisher ganz vorwiegend in Anspruch genommen, weil sie ja der experimentellen Untersuchung viel eher zugänglich sind als die chemische Seite eines Sekretionsaktes, über die bisher fast nur die mikroskopische (mikrochemische) Untersuchung einigen Aufschluss gab.

Bezeichnet man die intrazellulare Bildung eines plasmafremden Stoffes, die sich unabhängig von der Zufuhr desselben oder verwandter Körper vollzieht, den also die Zelle selbst durch ihre spezifisch chemische Tätigkeit erzeugt, als „endogene Sekretion", so wäre als „metabolische Sekretion" jede intrazellulare Ausscheidung resorbierter Substanzen zu verstehen, wobei diese von aussen einseitig oder allseitig aufgenommen, aber durch die Tätigkeit des lebenden Plasmas chemisch umgewandelt (metamorphosiert) werden, so dass als Produkt der Zelltätigkeit, das heisst als an sich plasmafremdes Sekret, etwas Anderes resultiert, als aufgenommen wurde. Es kann so zur vorübergehenden Speicherung eines Nährstoffes kommen, wie beispielsweise wenn eine Zelle aus Zucker Glykogen oder Stärke erzeugt oder Eiweisskörper in Form von Kristallen oder, chemisch von aufgenommenem Eiweiss nachweisbar verschieden, in Kugeln oder Tropfen ablagert, oder endlich wenn aus resorbierten Fettsäuren und Glycerin wieder Neutralfett synthetisch gebildet wird. Es können aber ebenso auch Exkretstoffe gebildet werden, die zu definitiver Ausscheidung bestimmt sind (Gallenfarbstoff und andere). Ersterenfalls steht Sekretion im Dienste der Ernährung (Assimilation) und wir finden sie daher hauptsächlich bei Zellen, welche zugleich resorbieren. Resorption und Sekretion sind hier aufs Innigste miteinander verbunden und bilden sozusagen nur Glieder einer Kette chemischen Geschehens. Die Zelle spielt dabei im wesentlichen dieselbe Rolle wie irgendein einzelliger Organismus, der „Nahrung" von aussen aufnimmt, nur steht ihre metabolische Tätigkeit im Dienste der Allgemeinheit, sie verwendet die „resorbierten" Nährstoffe, wenn überhaupt, nur zum kleinsten Teil für ihren eigenen Bedarf, sondern fungiert nur als „Speicher", der zu gelegener Zeit entleert wird, oder ist bestimmt, Endprodukte des Stoffwechsels in die geeignete Form zur „Exkretion" zu bringen (Gallenfarbstoff, Harnstoff, Harnsäure, gepaarte Schwefelsäuren und andere). Als „exogene (transitorische) Sekretion" möchte ich schliesslich alle diejenigen Vorgänge bezeichnen, wo Wasser und darin gelöste organische und anorganische Stoffe eine Zelle durchsetzen, ohne selbst qualitativ verändert zu werden. Es gehören hierher eine Menge wichtiger Absonderungsvorgänge, die sämtlich dadurch charakterisiert sind, dass wässerige Lösungen Zellen unverändert durchsetzen, auf der einen Seite aufgenommen, an der anderen abgegeben werden, wenn auch meist in veränderter quanti-

tativer Zusammensetzung. Auch diese Form der Sekretion kann der Ernährung ebensowohl wie der definitiven Ausscheidung (Exkretion) dienen. Als Beispiel für das erstere sei an die Wurzelfunktion der Pflanzen und andererseits an die Nierentätigkeit der Tiere erinnert. Auch hier finden wir die in gewissem Sinne antagonistischen Vorgänge der Resorption und Sekretion aufs engste verknüpft, denn wie die Wurzelzellen resorbieren und sezernieren, so tun es ebenso auch die Nierenzellen. Dass auch in diesen anscheinend einfachsten Fällen die spezifische Lebenstätigkeit der betreffenden Zellen die wesentlichste Rolle spielt, und dass wir auch hier in letzter Linie auf den Chemismus der lebenden Zellen geführt werden, bedarf kaum der besonderen Erwähnung. Es genügt, darauf hinzuweisen, dass der osmotische Druck an sich nicht genügt, um die Erscheinungen der Wassersekretion restlos zu erklären, und dass wir auch für den Ein- resp. Austritt gelöster Substanzen chemische Kräfte vielfach in Anspruch nehmen müssen.

Es ist leicht ersichtlich, dass, wenn man eine Begriffsbestimmung, wie ich sie eben zu geben versuchte, für zulässig hält, Sekretionsvorgänge sich in jeder beliebigen Pflanzen- oder Tierzelle, wenigstens in gewissen Phasen ihrer Entwicklung, abspielen. Das einzige zutreffende Charakteristikum einer typischen Drüsenzelle liegt, wie sich Gurwitsch ganz richtig ausdrückt, „in der Ausschliesslichkeit und Einseitigkeit ihrer Funktion — der Produktion spezifischer Produkte und ihrer Beförderung nach aussen“. Wie schwankend aber auch von diesem Standpunkte aus die Grenzen zwischen Drüsenzellen und anderen, die man nicht als solche zu bezeichnen pflegt, in Wirklichkeit sind, das zeigt sich wohl nirgends deutlicher als bei dem Oberflächenepithel des Darmes. Solange man nur die Wirbeltiere berücksichtigt und von dem Vorhandensein zahlloser einzelliger Schleimdrüsen (Becherzellen) absieht, könnte man wohl zu der Ansicht gelangen, es handle sich lediglich um der Resorption dienende Elemente. Als Bildungsstätten eines besonderen Darmsekretes (Darmsaft) hat man lange Zeit die als Lieberkühn'sche Drüsen bekannten schlauchförmigen Einsenkungen des Oberflächenepithels betrachtet, deren Epithelbekleidung sich aber von diesem in nichts unterscheidet, und die darum wohl hauptsächlich als Keimstätten des sich stets erneuernden Zellbelages der Schleimhaut zu betrachten sind (Krypten). Dennoch muss zugegeben werden, dass wenigstens unter Umständen ein flüssiges Sekret, an dessen Bildung aber eben-

sowohl die Krypten wie das übrige Oberflächenepithel teilnimmt, ergossen wird, wenngleich die für den Darm charakteristischen (fermentativen) Umsetzungen von Nahrungsbestandteilen sich in der Hauptsache intrazellular vollziehen dürften. Wie dem nun auch sei, eine sekretorische Funktion muss auch dem gesamten Oberflächenepithel des Wirbeltierdarmes zuerkannt werden. Jeder Zweifel daran muss schwinden, wenn man die Leistungen eines solchen flächenhaft ausgebreiteten Epithels bei zahlreichen Wirbellosen betrachtet, namentlich in solchen Fällen, wo äussere Anhangsdrüsen (Leber, Pankreas usw.) gar nicht entwickelt sind, wie besonders bei den Insekten Gerade hier tritt die Doppelrolle der Darmzellen als resorbierender und sezernierender Elemente ganz klar hervor. Wenn auch die Mannigfaltigkeit der Zelleinschlüsse lange nicht den Grad erreicht wie bei den meisten niedrigeren Klassen wirbelloser Tiere (Coelenteraten, Würmer, Zellen der Mitteldarmdrüse der Crustaceen, Spinnentiere und Mollusken), so ist sie doch immerhin erstaunlich gross im Vergleich mit den entsprechenden Elementen des Wirbeltierdarmes, wo fast nur das Fett eine wesentliche Rolle spielt. Ich stehe nicht an, hier, wie überhaupt in allen solchen Fällen, die Gesamtheit der Einschlüsse, sie mögen so verschieden wie immer sein, als intrazellulare Sekrete zu bezeichnen. Soweit es sich dabei um Produkte von fermentativem Charakter handelt, sind sie, wenn auch nicht ausnahmslos, zur Ausscheidung ins Darmlumen bestimmt und demgemäss auch im bisherigen Sinne als „Absonderungen“ aufzufassen; soweit sie aber umgewandeltes Resorptionsmaterial darstellen, ist ihre Bedeutung teils die von Reservestoffen, die früher oder später wieder durch einen Akt intrazellularer Verdauung gelöst und weitergegeben werden, zum Teil auch wohl erst durch Zerfall der abgestossenen zelligen Elemente frei und nochmals (extrazellular) verdaut werden, teils handelt es sich wohl auch um Exkretstoffe, die zur endgültigen Ausscheidung bestimmt sind. Es ist nicht immer ganz leicht, die Bedeutung solcher Einlagerungen im gegebenen Falle mit Sicherheit zu deuten, unter allen Umständen aber sind sie Produkte einer besonderen chemischen Tätigkeit der betreffenden Zellen, ob sie nun, wie etwa Fermente, primär in der Zelle entstehen oder sekundäre Umwandlungsprodukte resorbierter Substanzen darstellen. Gerade dies ist es aber, was uns zwingt, in allen solchen Fällen von Sekretion zu sprechen. Wenn eine amöboid bewegliche Darmzelle, wie sie sich bei manchen

niederen Tierformen (Würmern) finden, Fetttröpfchen phagozitär aufnimmt und nun entweder weitergibt oder zunächst intrazellular verdaut, so wird es gewiss niemandem beikommen, hier von einer Fettabsonderung zu sprechen, ebensowenig auch, wenn etwa Fetttröpfchen als solche (als feinste Emulsion) in irgendeiner anderen Weise ins Innere der resorbierenden Zellen gelangen könnten, wie man sich das ja früher allgemein vorstellte. Wenn aber Fettspaltungsprodukte aufgenommen und im Plasma der lebenden Zelle erst wieder zu Neutralfett synthetisch vereinigt werden, wenn also Fett sozusagen neu entsteht, so handelt es sich prinzipiell um das gleiche Geschehen wie etwa in einer Milchdrüsenzelle und wie wir hier von Absonderung sprechen, so wird das gleiche Produkt eines wenn nicht ganz gleichen, so doch mindestens sehr ähnlichen Chemismus der lebenden Substanz eben auch als „Sekret" bezeichnet werden müssen. Dieselben Erwägungen gelten dann aber auch für Repräsentanten der Kohlehydrate und Eiweisskörper, sofern solche Stoffe die resorbierende Zellschicht nicht unverändert und sozusagen ohne Aufenthalt durchwandern. So finden sich in sehr vielen Fällen (namentlich bei Mollusken) reichliche Mengen von Glykogen nicht nur in der Leber und allenthalben im Bindegewebe, sondern auch in den Darmepithelzellen abgelagert, wo es in gleicher Bedeutung wie auch sonst einen Reservestoff darstellt, den die Zellen im wesentlichen aus aufgenommenem Zucker bilden und in ihrem Innern „ausscheiden". Sicherlich in einer sehr viel grösseren Zahl von Fällen, als gewöhnlich angenommen wird, bestehen sichtbare Einschlüsse von Darmepithelien und ähnlich fungierenden Resorptionszellen aus aufgenommenen Eiweisskörpern, die aber wieder nicht unverändert, sondern erst nach mehr oder weniger tiefgreifender chemischer Umbildung abgelagert werden. Solche „Eiweisskugeln" können dann oft lange Zeit in den Zellen deponiert bleiben und haben daher unzweifelhaft die Bedeutung von Reservestoffen (Spinnenleber). Besonders klar tritt dies in solchen Fällen hervor, wo Eiweisskristalle gebildet werden, was sowohl bei Pflanzen wie bei Tieren häufig geschieht.

3. Geformte Sekrete als metabolische Zellprodukte.

Wir dürfen also schon allein in Hinblick auf diese Tatsachen von „geformten Sekreten" sprechen. In sehr vielen Fällen geht, wie erwähnt, das von einer Pflanze gebildete Eiweiss nicht direkt in die Konstitution der lebenden Protoplasten ein, sondern

bleibt als geformter Reservestoff, ganz ähnlich wie Stärke oder Fett, für kürzere oder längere Zeit in gewissen Zellen aufgespeichert. In ruhenden Samen, aber auch in anderen Reservestoffe führenden Vegetationsorganen finden sich sehr häufig körnige, dem Stärkemehl ähnliche Gebilde, welche Hartig, ihr Entdecker, als Aleuron oder Klebermehl bezeichnete, für welche aber die Bezeichnung „Proteinkörner" vorzuziehen ist. Abgesehen von gewissen andersartigen Einschlüssen, bestehen dieselben nur aus Proteinstoffen (besonders Globulinen). Die Gestalt der Proteinkörner ist im allgemeinen rundlich oder eiförmig, oft polygonal, ihre Grösse sehr verschieden. In allen nicht zu kleinen Proteinkörnern finden sich Einschlüsse („Globoide"). Es sind das rundliche, biskuitförmige oder auch traubige Gebilde, welche keine Spur einer kristallinischen Struktur erkennen lassen und, wie es scheint, Verbindungen von Globulinen mit Ca, Mg und Phosphorsäure darstellen (Nukleoalbumine?). Viel seltener finden sich neben Globoiden auch Kristalloide. Nach Jost (l. c.) entstehen die Aleuronkörner dadurch, dass die vom Protoplasma der speichernden (sezernierenden) Zelle eingeschlossenen Vakuolen immer reicher an Eiweiss und ärmer an Wasser werden und schliesslich zu festen Körnern eintrocknen. Meist geht dem Wasserverlust eine Trennung der verschiedenen Substanzen voraus, die in der Vakuole vorhanden sind: gewisse Eiweisskörper (Globuline) fallen in Form von Kristallen aus, andere kompliziertere Körper bilden kugelige Ausscheidungen (Globoide), und beide werden von der zuletzt erstarrenden Grundmasse umhüllt, die ebenfalls aus Globulinen besteht, denen vielleicht noch Albumosen beigemengt sind.

Es kann keinem Zweifel unterworfen sein, dass wir es hier mit Zellprodukten zu tun haben, welche sich ihrem Wesen und ihrer Entstehung nach durchaus anderen granulären Einschlüssen anreihen und als typische „Sekrete" bezeichnet werden müssen. Nur liegt hier ein Fall vor, wo es infolge der oft beträchtlichen Grösse solcher geformter Sekrete möglich wird, tiefer in ihren verwickelten morphologischen und chemischen Aufbau eindringen zu können, als es sonst im allgemeinen der Fall ist. Ihre Gleichstellung mit Stärkekörnern drängt sich unmittelbar auf.

Nun sind ganz ähnliche Bildungen auch der tierischen Organisation keineswegs fremd. Wie ich zeigen konnte, finden sich gerade im Darmepithel mancher Insekten (Larve von Tenebrio) Einschlüsse, welche in jeder Hinsicht den pflanzlichen Proteinkörnern entsprechen

und wie diese als Reservematerial zu deuten sind. Unter allen Umständen darf man also wohl behaupten, dass, wenn es zu solchen Eiweissablagerungen im Innern einer Zelle kommt, dies kaum jemals ohne vorhergehende chemische Umwandlung geschieht. Das aufgenommene Eiweiss wird nicht direkt Bestandteil der lebendigen Substanz, sondern erscheint zunächst als plasmafremdes Produkt des Zellstoffwechsels, als intrazellulares Sekret. Man wird eine solche Bezeichnung um so weniger bedenklich finden können, als es ja bekannt ist, dass Eiweissstoffe verschiedener Art sehr häufig auch als wesentliche Bestandteile extrazellularer Sekrete auftreten und dann selbstverständlich als „abgesondert" gelten (Verdauungssäfte der meisten Wirbellosen, Pankreassaft und Milch der Wirbeltiere). Ganz ebenso verhält es sich mit der Bildung der Stärke. Doch treten dabei noch weitere Komplikationen auf, die für das Wesen derartiger Vorgänge von grösster Bedeutung sind. Wenn kleinere oder grössere geformte Zelleinschlüsse (Granula, Körner) in so grosser Allgemeinheit als Stätten oder Herde chemischer Prozesse gefunden werden, die schliesslich zur Bildung typischer Sekrete führen, so darf man wohl die Frage aufwerfen, was denn eigentlich diese sichtbaren Plasmadifferenzierungen sind, und in welcher Beziehung sie zur lebenden Zellsubstanz stehen. Bei der Vielartigkeit der Stoffe, die aus ihnen schliesslich hervorgehen, ist es ja von vornherein klar, dass sie bei aller anscheinenden, gestaltlichen Gleichheit doch sicher ganz verschiedene Qualitäten besitzen müssen. So wenig wir nun auch zurzeit noch darüber auszusagen vermögen, so dürfte doch das eine als sicher gelten, dass es sich nicht einfach um abgegrenzte (differenzierte) Massen von Plasma selbst handelt, denn abgesehen von ihrem physikalischen Verhalten sprechen auch ihre chemischen Eigenschaften, soweit dies bekannt ist, mit Entschiedenheit gegen eine solche Gleichstellung. Man gewinnt vielmehr durchaus den Eindruck, dass die Granula nicht nur in dem Sinne Vorstufen der fertigen Sekretstoffe darstellen, dass diese aus ihnen hervorgehen, sondern dass sie auch schon substantiell ihnen näher stehen als dem Plasma, das heisst an sich nicht lebende Teile, sondern Produkte desselben darstellen, die ihrerseits schon als „Sekrete" betrachtet werden müssen. Eine solche Auffassung steht beispielsweise ausser allem Zweifel hinsichtlich der Mucigen-, Fett- und Fermentgranula. Alle diese

Gebilde sind sicher nicht Plasmaportionen, die nun sozusagen als sekretorische „Organoide" der Zelle arbeiten, sondern chemisch ganz verschiedene Erzeugnisse (Sekrete) der lebenden Substanz, die nach Maassgabe ihrer besonderen, leider bis jetzt unbekannten chemischen Konstitution in die endgültigen Sekretstoffe (Mucin, Fett, Fermente) umgewandelt werden, allerdings normalerweise in beständiger Wechselwirkung mit dem Plasma der betreffenden Zellen. Das ist aber nicht so aufzufassen, als ob ein solches Granulum, wenigstens wenn es bis zu einem gewissen Grade in seiner Entwicklung fortgeschritten ist, nicht auch ausserhalb der lebenden Zelle das werden könnte, wozu es bestimmt ist. Wir wissen, dass die Vorstufen der Fermente (Profermente) auch in wässerigen oder Glyzerinextrakten „aktiviert" werden können, und dass auch Mucigengranula ausserhalb der Zelle in Mucin übergehen. Inwieweit das auch für Fettgranula Geltung hat, bleibt zu untersuchen.

Es gibt nun aber allerdings Fälle, und das führt zur Betrachtung der Stärkebildung zurück, wo wir es mit wirklichen lebendigen, sekretorisch fungierenden Zellorganoiden zu tun haben, mit „Zelldrüsen", wenn man so will, und hier sind in erster Linie die Chlorophyllkörner (Chloroplasten) zu nennen. Hier handelt es sich um lebendige, sogar teilungsfähige Plasmadifferenzierungen, deren wesentliche Aufgabe es ist, Kohlehydrate (Zucker, Stärke) aus CO_2 und H_2O unter der Mitwirkung des Lichtes zu bilden. Die Gestalt der Chlorophyllkörper ist bei allen höheren Pflanzen nur geringen Schwankungen unterworfen. Sie bilden fast ausnahmslos mehr oder weniger flache rundliche Scheibchen. Nur wenn sie sehr dicht in einer Zelle beisammenliegen, können sie durch gegenseitige Abplattung mehr polyedrisch werden. Auch bei allen höheren Kryptogamen handelt es sich meist um gleichgestaltete Chlorophyllkörper. Dagegen ist der Formenreichtum der grossen Chlorophyllkörper (Chromatophoren) bei niederen Pflanzen, namentlich bei vielen Algen, ganz ausserordentlich gross. (Man denke an die „Platten" von Mesocarpus, die stumpflappigen Chromatophoren von Euglena oxyuris, die verzweigten von Zygnema und schliesslich an die zierlichen spiraligen Bänder von Spirogyra.) Der feinere Bau der Chloroplasten hat die Botaniker seit langem viel beschäftigt, und ohne hier auf Einzelheiten einzugehen, darf man sagen, dass sie durchweg, abgesehen vom eingelagerten Farbstoff, aus einer Grundmasse bestehen, die nach Bau und Zusammensetzung als Protoplasma

angesprochen werden muss, wenngleich Unterschiede zu bestehen scheinen, die sich auch in gewissen abweichenden Reaktionen äussern; vor allem aber spricht für eine wesentliche chemische Differenz eben der Umstand, dass alle als Einschlüsse in Chlorophyllkörpern auftretenden Stoffe niemals auch als Produkte des Zellplasmas oder des Kernes auftreten. Es sind also die chemischen Vorgänge im „Chromatoplasma" konstant von denjenigen verschieden, die sich im Zyto- oder Nukleoplasma abspielen. Was nun die Einschlüsse (Sekrete) der Chlorophyllkörper betrifft, so beschränken sich dieselben keineswegs auf Stärke, sondern es finden sich in weiter Verbreitung auch Proteinkristalloide und Fett.

„Alle Stärkekörner entstehen", wie sich A. Dodel (Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Stärkekörner von Pellionia, Flora 1892, S. 267) in bezug auf die Vorgänge bei Pellionia ausdrückt, „als kleine Kugeln, die entweder mitten im kugeligen oder ovoiden Chloroplasten oder in letzterem exzentrisch oft zu zwei oder mehreren unter der Peripherie des grünen Plasmakornes auftreten. Sobald die Stärkekörner aber jene Grösse erreicht haben, welche das Platzen des grünen Stärkebildners veranlasst, verändert sich die Form des kugeligen Stärkekornes. Letzteres beginnt nun ein vorwiegend einseitiges Wachstum in dem Sinne, dass es auf der dem Chloroplasten anliegenden Seite den hauptsächlichsten Zuwachs erhält, indem der freiliegende, nicht von grüner Plasmaschicht bedeckte Teil langsamer und später gar nicht mehr wächst. Die vorher kugeligen Stärkekörner werden dann eiförmig, oft auch bohnenförmig und später dick, keilförmig. Alle solche, oft ganz abenteuerliche Formen erscheinen als Resultat des Wachstums durch Apposition (Sekretion B), und es besteht unzweifelhaft eine Wechselbeziehung zwischen Form und Gestalt des wachsenden Stärkekornes einerseits und der Art der Anlagerung des grünen Stärkebildners andererseits," also ganz genau die gleichen Verhältnisse, wie sie uns in zahllosen Fällen „geformter" Sekrete auch bei Tieren entgegentreten.

Es kann keinem Zweifel unterworfen sein, dass Stärke nicht das primäre Assimilationsprodukt darstellt, sondern dass zunächst lösliche Kohlehydrate (Dextrose, Lävulose, Zucker) gebildet werden, wenn der C der CO_2 sich mit Wasser verbindet. Dies ergibt sich nicht nur aus dem Umstande, dass neben „Stärkeblättern" auch

„Zuckerblätter" vorkommen, sondern vor allem daraus, dass viele für gewöhnlich stärkefreie Pflanzen Stärke bilden, wenn ihnen Zucker in genügender Konzentration dargeboten wird. So gelang es Schimper (Botanische Zeitung 1885, 43. Bd., S. 737), die normal stärkefreie Iris germanica auf einer 20%igen Zuckerlösung zur Stärkebildung zu bringen. Schon früher war auch der Nachweis geliefert worden, dass zuvor stärkefrei gemachte Pflanzen im Dunkeln auf Zuckerlösungen Stärke bildeten. Diese hat also mit der Assimilation der CO_2 direkt gar nichts zu tun, sie tritt vielmehr in den Chromatophoren immer dann auf, wenn die löslichen Kohlehydrate in sehr grossen Mengen in den Zellen angehäuft werden. Es liegen also genau die gleichen Verhältnisse vor wie etwa bei den Leberzellen, deren Tätigkeit den zugeführten Zucker in Glykogen umsetzt. Ja die Analogie geht noch weiter, wenn es richtig ist, dass sich auch die Glykogenbildung auf der Basis bestimmter Plasmadifferenzierungen abspielt, die freilich nicht so scharf morphologisch ausgeprägt sind wie die pflanzlichen Stärkebildner. Will man für beide Fälle das Geschehen (die Funktion) mit einem Worte bezeichnen, so wüsste ich keinen anderen Ausdruck zu finden als Absonderung (Sekretion), denn in unzählig vielen anderen Fällen, wo anders geartete Stoffe von Zellen bereitet werden, und zwar prinzipiell in gleicher Weise, nimmt man keinen Anstand, von Absonderung zu sprechen, ob die Produkte nun wirklich ausgeschieden werden oder mit der Zelle zunächst oder gar dauernd in Zusammenhang bleiben.

Stärke wird bekanntlich auch in Zellen gebildet, welche infolge Mangels an Chlorophyll (resp. Chromophyllen) nicht imstande sind, CO_2 zu zerlegen. Die in Entwicklung begriffenen Körnchen liegen auch in solchen Fällen nicht im Plasma selbst, sondern in besonderen Körperchen von kugeliger oder spindelförmiger Gestalt eingeschlossen oder solchen anhängend (Stärkebildner, Leukoplasten). Die Untersuchung der jüngsten Stadien ergibt, dass diese sehr vergänglichen, aus eiweissartigen Substanzen (in der Hauptsache) bestehenden Gebilde bereits vor den Stärkekörnern vorhanden sind, und dass diese letzteren zu jenen bei ihrem Auftreten in ganz ähnlichen Beziehungen stehen wie die Stärkekörner, welche in Chlorophyllkörpern entstehen. Treten sie an der Peripherie auf, so zeigen sie einen exzentrischen Bau, und zwar liegt das Schichtungszentrum in dem dem Anheftungspunkt entgegengesetzten Ende

(Schimper, Botanische Zeitung 1880). Dagegen zeigen sie zentrischen Bau, wenn sie sich ganz innerhalb der Amyloplasten entwickeln. Ohne allen Zweifel sind die farblosen Stärkebildner den grünen (Chlorophyllkörner) sehr ähnlich. Dies prägt sich, abgesehen von der Art der Entstehung der Stärke, vor allem darin aus, dass jene unter dem Einfluss des Lichtes sich in echte Chlorophyllkörner umwandeln können.

Für die Auffassung der Stärke- (resp. Glykogen-) Bildung als intrazellularen Sekretionsvorgang scheint mir entscheidend auch der Umstand zu sprechen, dass man keinerlei Bedenken trägt, von „Absonderung" bei einem ganz nahe verwandten Polysacharid (der Zellulose) zu sprechen, zumal die Abscheidung nicht bloss extrazellular, sondern auch intraplasmatisch erfolgen kann. Hier aber einen prinzipiellen Unterschied zu statuieren, wäre nicht viel anders, als wenn man die Fettbildung in einer Zelle der Milchdrüse zwar als Sekretionsvorgang gelten liesse, vor einer gleichen Bezeichnung aber zurückschreckt, wenn irgendeine andere Zelle der Sitz eines im wesentlichen gleichen Vorganges ist. Es kann für die Deutung eines solchen Geschehens unmöglich als maassgebend gelten, dass im einen Fall das Produkt, sei es nun Fett oder etwas anderes, kürzer oder länger gespeichert bleibt, um schliesslich doch in den allgemeinen Stoffwechsel gerissen zu werden, oder gleich abgegeben wird. Ebensowenig kann die Form in Betracht kommen, in der die Abgabe erfolgt, sondern lediglich und allein der Vorgang des Entstehens, die intrazellulare „Sekretion". Alles das tritt ganz klar und eindeutig hervor, wenn man nicht, wie es gewöhnlich zu geschehen pflegt, nur flüssige Sekrete (Lösungen) ins Auge fasst, sondern, wie es gerade die zuletzt besprochenen Fälle (Stärke, Glykogen, Zellulose) zeigen, feste (geformte) Sekrete mit berücksichtigt. Hier eröffnet sich der Physiologie ein ungeheures, fast noch gar nicht bebautes Feld der Forschung, auf welches die Aufmerksamkeit zu lenken, der Hauptzweck dieser Erörterungen sein soll. Als „geformte Sekrete" wird man ja schon vielfach die so verschiedenartigen „Granula"-Bildungen bezeichnen dürfen, und wenn dieselben auch zum Teil flüssig oder zähflüssig sein mögen oder schliesslich flüssig werden (Mucigen-, Fettgranula), so fehlt es doch nicht an Beispielen, wo selbst Fermente zunächst an zweifellos feste Substanzen gebunden sind (Fermentkugeln bei Schnecken) und erst unmittelbar vor der Ausscheidung verflüssigt werden. Die weit-

aus interessantesten Verhältnisse bieten aber solche Fälle, wo gerade umgekehrt der Endzustand fest ist, sei es nun, dass ein ursprünglich flüssiges Sekret nachträglich fest wird, oder dass es von vornherein zur intra- oder extrazellularen Abscheidung fester Substanz kommt.

Der Grund für die auffallende Vernachlässigung geformter Sekrete seitens der Tierphysiologie liegt nicht sowohl darin, dass solche hier nur spärlich auftreten — wir finden im Gegenteil gerade bei Tieren die grösste Mannigfaltigkeit derartiger Erzeugnisse —, sondern einmal in nicht genügender Berücksichtigung der wirbellosen Tiere und andererseits in dem Umstande, dass bei Wirbeltieren über die Bedeutung und das Wesen der sogenannten Stütz-(Skelett-)Substanzen, die ohne allen Zweifel als typische Sekrete zu bezeichnen sind, keine hinreichende Klarheit herrscht.

Wenn ich im folgenden den Versuch wage, mit möglichster Vermeidung von Einzelheiten, die wesentlichsten Probleme, um die es sich hier handelt, zu entwickeln, so muss gleich bemerkt werden, dass dies ohne zahlreiche Abbildungen nur in beschränktem Grade möglich ist. Ich darf aber vielleicht auf meine Darstellung in Winterstein's Handbuch der vergleichenden Physiologie verweisen, aus der sich freilich die physiologisch wichtigen Grundprobleme nur bei eingehendem Studium ergeben, da es mir dort vor allem darauf ankam, in systematischer Folge die Erscheinungsweise geformter Sekrete zu behandeln. Es dürfte sich hier empfehlen, die Sekretion der Zellulose an die Spitze zu stellen, indem einmal ihre Bildung durch „Absonderung" kaum noch Zweifeln begegnet, während zugleich schon hier Gelegenheit gegeben ist, auf alle die Fragen einzugehen, die sich auch sonst bei der Untersuchung geformter Sekrete aufdrängen. Ich wüsste in der Tat, vielleicht abgesehen vom Chitin, kaum ein anderes festes Sekret zu nennen, bei welchem sich nicht nur das erste Entstehen, sondern auch alle sekundären Veränderungen so klar übersehen liessen wie gerade bei der Zellulose.

Die Entstehung der pflanzlichen Zellhaut ist zu verschiedenen Zeiten sehr verschieden aufgefasst worden. Die älteren Autoren, vor allem H. v. Mohl, begnügten sich mit der allgemeinen Angabe, dass das Plasma die Zelluloseteilchen in nicht näher bekannter Weise an der Aussenfläche ausscheidet. Dagegen stellte Pringsheim 1854 die Ansicht auf, dass die peripherische Schicht, die „Hautschicht", sich direkt in Zellulose umwandle, während nach W. Hofmeister „die Substanz der neu sich bildenden festen Zell-

membran aus dem Protoplasma, in welchem sie zuvor enthalten war, in keinem anderen Aggregatzustande ausgeschieden werden kann, als in dem einer Flüssigkeit, welche ausserhalb der Hautschicht als eine Schicht aus neuem, von dem der bleibenden Hautschicht verschiedenem Stoffe in die Erscheinung tritt". Pringsheim's Ansicht, die anfangs ziemlich unbeachtet blieb, fand später namentlich in Schmitz und Strassburger Vertreter. Nach dem ersteren „bildet sich die äusserste Schicht des Plasmakörpers allmählich zu einer immer dichteren Schicht aus, die zunächst noch fest mit dem übrigen Plasmakörper verbunden ist; allmählich aber gelingt es immer leichter, diese verdichtete Hautschicht von dem kontrahierten Plasmakörper abzulösen und schliesslich haftet dieselbe als innere Verdickungsschicht an der bisherigen Zellwand fest an". Beide letztgenannten Beobachter äussern sich noch bestimmter dahin, dass gewisse geformte Bestandteile des Plasmas (Mikrosomen, Granula), die eiweisshaltig sein sollen, zellulosebildend auftreten. Es wird auf die regelmässig vorhandene Ansammlung von solchen Körnchen in der membranogenen Plasmaschicht gesprochen, wobei jene allmählich, und zwar zum Teil schon vor der Membranbildung, verschwinden. Namentlich bei lokalen Zellhautverdickungen sollen diese schon vorher deutlich im Protoplasma durch die Anordnung der Granula gekennzeichnet sein.

Der sicherste Weg, um zu einer bestimmten Entscheidung bezüglich der ersten Entstehung der Zellmembran zu gelangen, würde offenbar darin bestehen, dieselbe im ersten Entwicklungsstadium vom lebenden Protoplasten durch Plasmolyse zu trennen und eine genaue mikrochemische Untersuchung dieses ersten Häutchens vorzunehmen. Klebs hat eine Reihe solcher Versuche angestellt, indem er die experimentell veranlasste Neubildung von Zellhaut mit Hilfe färbender Mittel beobachtete, vor allem an Vaucheria, die sich dazu ganz besonders eignet. Zerschneidet man Vaucheria-Schläuche unter Wasser in Stücke, so treten zahlreiche Plasmaballen heraus, von denen aber die meisten rasch zugrunde gehen. Bei Anwendung verdünnter Zuckerlösung, die schon Pfeffer benutzte, um die Plasmateile länger lebend zu erhalten, geht die Membranbildung um dieselben ungemein viel lebhafter vor sich. Ähnliche Vorteile, wie 1% Glukose oder Rohrzucker, gewähren auch (1%) Lösungen von Milchzucker, Dulcit, Glyzerin, Leucin, Glykokoll. Die Bildung

(Sekretion) einer neuen Zellhaut geht im allgemeinen sehr schnell vor sich: an den Enden der im alten Schlauch steckenden Teilstücke bisweilen schon nach wenigen Minuten, langsamer an der Oberfläche der hervorquellenden Enden. Unter den frei schwimmenden Plasmaballen gibt es dann immer einige selbst ganz grosse, die mehrere Tage leben, aber keine Membran bilden. Die ersten Anfänge der Hautbildung lassen sich am besten beobachten, wenn man der Zuckerlösung etwas Kongorot zumischt. Dieses färbt die alten Zellwände schmutzig gelbrot, die neugebildete Membran aber leuchtend rot. Betrachtet man eine aus einem geöffneten Schlauch sich vorwölbende Plasmamasse genauer, so sieht man, dass sie zunächst unter Wasseraufnahme aufschwillt und in lebhafter Bewegung begriffen ist: in der peripheren Schicht sammeln sich Körnchen (Granula) an; hier beginnt auch die Bildung einer roten Zellhaut, aber durchaus nicht immer ganz gleichmässig, sondern nicht selten als ein zart rosiger Anflug an einer Stelle oder gleichzeitig an mehreren, die nach und nach sich vergrössern und verschmelzen. An solchen roten Flecken lässt sich in diesem Stadium keine Trennung von Zellhaut und Plasma durch Reagenzien bewirken. Selbst wenn schon ringsum eine rote Schicht sich gebildet hat, ist der Zusammenhang mit dem Plasma noch ein sehr inniger. Mit Chlorzinkjod, welches alte Zellwände von Vaucheria gar nicht färbt, färbt sich die neugebildete Zellhaut violett. In manchen beiderseits geöffneten Vaucheria-Schläuchen zieht sich durch das Hervorquellen des Inhaltes an beiden geöffneten Enden die Plasmamasse auseinander, so dass beide Hälften noch durch schmale Plasmastränge in Verbindung bleiben. Bei beiden oft sehr ungleichen Teilstücken geht dann die Zellhautbildung vor sich, zugleich bildet aber auch das Mittelstück Zellwandmasse entweder so, dass noch etwas Plasma übrigbleibt, oder dass das ganze Plasmastück völlig in Zellhaut umgewandelt wird. So können zwei Teilstücke bald durch dickere, bald durch ganz dünne rote Zellulosestränge verbunden bleiben. Gleichwohl konnte Strassburger selbst, der die Versuche von Klebs an Vaucheria wiederholte und vollinhaltlich bestätigte, hier niemals einen direkten Übergang von Plasma in die Zellhaut feststellen und hält es daher für bewiesen, „dass bei der Neubildung der Membran an Wundstellen und um entleerte Plasmamassen tatsächlich die Zellhaut durch Ausscheidung gebildet wird". Alle Erörterungen über Zelluloseausscheidung oder Umbildung

des Plasmas in Zellulose erscheinen völlig gegenstandslos, wenn man sich klarmacht, dass jedes neu entstandene Zelluloseteilchen unter allen Umständen ein Produkt der chemischen Tätigkeit der Zellsubstanz, das heisst ein Sekret, darstellt, ob es nun schliesslich extraplasmatisch zu liegen kommt oder intraplasmatisch verbleibt, ob es sich nur um die Bildung einer mehr oder weniger dicken Hülle (Membran) der Zelle handelt, oder ob stellenweise eine vollständige oder nahezu vollständige Verdrängung des Plasmas durch intraplasmatische Sekretbildung erfolgt. Eine ähnliche Begriffsverwirrung herrscht hinsichtlich der so oft erörterten und später noch genauer zu besprechenden Frage, ob und in welchem Sinne eine pflanzliche Zellmembran als „lebendiges" Organ zu bezeichnen sei. Meiner Ansicht nach kann nicht der geringste Zweifel darüber bestehen, dass ein fertiges Zelluloseteilchen ganz ebenso als totes Produkt der Zelle anzusprechen ist wie etwa ein Stärkekorn, ein Fetttropfen oder ein Eiweisskristall. Die Tatsache, dass pflanzliche Zellmembranen, wenigstens eine Zeitlang, „wachstumsfähig" sind und auch in chemischer Hinsicht bisweilen mancherlei zum Teil sehr eingreifende Veränderungen erleiden, kann, wie man leicht sieht, als Gegengrund nicht angeführt werden. Man braucht sich hier nur an das „Wachstum" der Stärkekörner zu erinnern. Diese sowie Fetttropfen, Eiweisskristalloide und ähnliche Zelleinschlüsse können, auch wenn sie noch im Innern der Bildungszellen liegen, gewiss nicht als lebendig gelten; sie können aber unter dem Einfluss des Plasmas mannigfache Umwandlungen erfahren und jeden Augenblick in den Stoffwechsel der Zelle einbezogen werden, um vielleicht an anderer Stelle in gleicher oder anderer Form wieder zur Abscheidung zu gelangen. Nicht anders hat man sich die Wechselbeziehungen zwischen einer noch wachstumsfähigen jugendlichen Zellulosemembran und dem zugehörigen Protoplasten zu denken. Soweit eine solche „lebendige" Hülle aus Zelluloseteilchen (Membranstoffteilchen) besteht, ist sie ohne Zweifel „tot"; ihr „Leben" kann nur darauf beruhen, dass entweder, wie sich das Wiesner dachte, in der Membran selbst noch Protoplasma enthalten ist, oder dass schon die innige Berührung mit dem lebendigen Protoplasten genügt, um örtliches oder auch allgemeines Wachstum zu bedingen sowie auch jene mannigfaltigen, chemischen Veränderungen und Einlagerungen herbeizuführen, die wir so oft im weiteren Verlauf der Entwicklung beobachten. Von diesem Gesichtspunkt aus gewinnt die

viel erörterte Frage, ob eine Zellulosemembran oder Chitinhaut durch Abscheidung oder durch Umwandlung von Protoplasma entstanden ist, eine sehr einfache Lösung: Soweit eine solche Zellhülle aus den spezifischen Membranstoffen besteht, muss sie unter allen Umständen als ein Absonderungsprodukt gelten, dessen Entstehungsweise sich in nichts von der Bildung anderer Sekrete unterscheidet. Bildet sich an der Oberfläche eines Plasmakörpers gleich von vornherein ein geschlossenes Häutchen, welches nur allein aus Membranstoffen besteht, so handelt es sich natürlich um ein geformtes totes Sekret; werden jedoch die kleinsten Membranteilchen nicht der Zelloberfläche auf-, sondern der äussersten Plasmaschicht eingelagert, dann entsteht der Fall, den man bisher meist als „Umwandlung" des Plasmas in Membranstoffe auffasste. Es kann dabei natürlich ganz ebenso zur Bildung einer plasmafreien Membran kommen wie im ersten Falle. Für noch mehr berechtigt hielt man die Annahme einer Umwandlung, wenn es im Innern einer Plasmamasse entweder allerorts oder lokal beschränkt zur Ausscheidung von Membranstoffen kommt. Dies ist zum Beispiel der Fall bei der Anlage der Zellulosebalken bei den Kaulerpen. Nach Janse verlaufen in den jüngsten Teilen der Rhizoiden, die nur erst vereinzelte Balken aufweisen, hyaline Stränge von Plasma, welche die Anlage eines neuen Balkens in Gestalt einer feinen Linie einschliessen. Man sieht leicht, dass es sich in Wahrheit immer um den nämlichen Vorgang handelt, nämlich eine Neubildung der spezifischen Membranstoffe auf Kosten des Plasmas oder um Material, welches den Zellen von anderswoher zugeführt wird. Das ist aber eben das Charakteristische eines Absonderungsvorganges. Ob dann das Sekret sofort nach aussen tritt oder im Innern der Zelle verbleibt, ist nicht weiter wesentlich.

Es ist für die ganze Auffassung der Membranbildung von grösstem Interesse, zu beobachten, dass auch die ersten Anlagen von Verdickungsschichten sich bei pflanzlichen Zellen in ganz ähnlicher Weise bilden, wie es oben für die primäre Membranbildung geschildert wurde. Auch hier scheinen Körnchen (Granula) eine wichtige Rolle zu spielen. Es liegen eine ganze Anzahl solcher Beobachtungen vor. An wachsenden Rhizoiden von Chara lässt sich, wie Zacharias gezeigt hat, die Entstehung der Wandverdickungen Schritt für Schritt am lebenden Objekte verfolgen. Man findet dann im Plasma in unmittelbarer Nähe der Membran

äusserst kleine wimmelnde Körnchen, welche rasch an Masse zunehmen, worauf bald an der Innengrenze der Membran eine Ansatz dieser Granula als Anlage der Wandverdickung erscheint. Wenige Minuten, nachdem der Körnchenansatz aufgetreten ist, erkennt man im optischen Durchschnitt der Schlauchspitze an Stelle der Körnchen eine Schicht äusserst feiner Stäbchen, welche zur Oberfläche der werdenden Membran senkrecht gestellt sind. Allmählich werden diese länger und dicker. Nach einiger Zeit gelingt es dann nicht mehr, an dem der primären Zellmembran zunächst gelegenen Teil der Verdickungsschicht gesonderte Stäbchen zu erkennen, während solche in dem unmittelbar dem Plasma angrenzenden Teil noch erhalten bleiben. Endlich verschwindet die Abgrenzung der Stäbchen auch an der Innengrenze der Verdickungsschicht. Mit Kongorot färben sich die einzelnen Stäbchen, wenigstens in den späteren Entwicklungsstadien, intensiv rot (Zellulose-Reaktion), mit Chlorzinkjod blau.

Fassen wir die Beobachtungen von Zacharias an Chara zusammen, so ergibt sich zunächst, „dass in bestimmten Fällen die Verdickung der Zellhaut eingeleitet wird dadurch, dass an der Innengrenze der vorhandenen Membran eine neue Membranschicht angelegt wird. Die Neubildung beginnt mit dem Auftreten kleiner Körnchen, aus diesen werden Stäbchen, die breiter und länger werden, um sich endlich zu einer zusammenhängenden Membranschicht zu vereinigen. Zwischen den Stäbchen erkennt man in gewissen Stadien Plasmafortsätze. So hat auch Crüger beobachtet, dass in den Zellen der Luftwurzelhülle der Orchideen und in den zu Gefässen sich umwandelnden Zellen während der Zeit, wo die Bildung der leistenförmigen Verdickungen begonnen hat, in dem der Wand anliegenden Plasma eine Anordnung von Körnchen besteht, die den Verdickungsleisten vollkommen entspricht. Analoge Beobachtungen machte dann auch Dippel. Ein sehr günstiges Objekt für Demonstration der Beziehungen, welche zwischen Körnchen (Mikrosomen) und der Erzeugung membranbildender Stoffe bestehen, liefern nach Strassburger auch die Tracheiden der Kiefer. Ihr plasmatischer Wandbelag zeigt nämlich die Granula in aufsteigenden Schraubenlinien angeordnet, ganz übereinstimmend mit dem Verlauf der spiraligen Streifung, welche die fertige Zellhaut bietet. Er konnte in der Hauptsache die Angaben Dippels bestätigen, nur fand er die Mikrosomenstreifen nicht mit den Verdickungsbändern der Wand zusammenfallend, sondern

zwischen denselben gelegen. Er erklärt dies durch die Annahme, dass an dem Orte der Wandverdickung ein besonders starker Verbrauch der Granula erfolge.

Das, was aus allen diesen Beobachtungen gefolgert werden muss, ist, wie mir scheint, im wesentlichen die Tatsache, dass die Zellhautbildung in ganz ähnlicher Weise beginnt wie zahllose typische Sekretionsvorgänge, mit der „Ausscheidung" bestimmter plasmafremder Stoffe in Form kleiner Körnchen, die sich aber im gegebenen Falle zu einer zusammenhängenden festen Schicht (Haut) zusammenschliessen oder doch eine solche aus sich entstehen lassen.

4. Das Strukturproblem geformter Sekrete.

In zahllosen Fällen, wie auch gerade bei der allmählichen, durch Neuanlagerung von Substanz bedingten Verdickung pflanzlicher Zellhäute, haben wir es mit einem rhythmischen Wechsel der Ablagerung von Sekretstoffen als „Schichtung" zu tun, wobei es sich im einfachsten Falle vielleicht nur um eine Verschiedenheit des Wassergehaltes handelt; doch kommen — und das ist viel wichtiger — auch tiefgreifende chemische und, was vor allem zu betonen ist, strukturelle Differenzen vor. Auch hier darf die pflanzliche Zellmembran gewissermaassen als Schema gelten. Es ist neuerdings mehrfach der Versuch gemacht worden, Schichtungsphänomene der verschiedensten Art als rhythmische Fällungsvorgänge nach Art der bekannten Liesegang'schen Ringe aufzufassen, und so sehr eine solche Deutung für viele derartige Vorkommnisse in der anorganischen Natur zutreffend sein dürfte, so erscheint doch meines Erachtens bei organischen Objekten grosse Vorsicht geboten, und gerade der in Rede stehende Fall der Zellhautschichtung (zentripetale Wandverdickung), der einen solchen Vergleich geradezu herauszufordern scheint, zeigt bei genauerer Betrachtung, dass es sich keineswegs um einen so einfachen physikalischen (resp. chemischen) Vorgang handeln kann, wie er der Entstehung der Liesegang'schen Schichtensysteme zugrunde liegt, sondern um die Folge einer rhythmischen Änderung in der sekretorischen Tätigkeit der Zelle. Es sind nicht chemische Differenzen der einzelnen Schichten, auch nicht nur Verschiedenheiten des Wassergehaltes, auf welche seinerzeit Naegeli das grösste Gewicht legte, welche hier als Beweis gelten, sondern vielmehr Unterschiede der Struktur,

die ohne die Annahme eines sozusagen richtenden Einflusses der lebendigen, sezernierenden Zelle völlig unverständlich bleiben. Die Entstehung geformter Sekrete liefert dafür bei Pflanzen und Tieren eine Fülle von Beispielen, und ich greife die Abscheidung von Zellulose oder wenigstens eines der pflanzlichen Zellulose sehr nahestehenden Stoffes im Mantel mancher Tunicaten heraus, weil sich hier die in Frage kommenden Verhältnisse sehr klar überblicken lassen. Es handelt sich da nicht um eine Ausscheidung in Form einer die sezernierenden Zellen allseitig gleichmässig umhüllenden „Membran", sondern um eine sehr voluminöse Sekretmasse, welche von einem flächenhaft ausgebreiteten Epithel einseitig geliefert wird und daher ganz ähnlich wie der Chitinpanzer der Arthropoden eine sogenannte „Cuticularbildung" darstellt. Das, worauf es hier ankommt, ist nun, dass die einzelnen optisch unterscheidbaren Schichten keineswegs, wie man es für eine gewöhnliche Pflanzenzellmembran vielleicht annehmen könnte, homogen sind, sondern eine ohne weiteres erkennbare faserige Struktur zeigen, wobei die Faserrichtung in den einzelnen aufeinanderfolgenden Schichten in streng gesetzmässiger Weise wechselt. An einem durch die ganze Dicke des Mantels von Cynthia papillata geführten Schnitt wechseln nach F. E. Schulze „Lagen von Fasern ab, in deren einer die Faserrichtung stets der Längsachse des Tieres parallel (meridional), in der anderen aber stets senkrecht zur Achse des Tieres, dasselbe umkreisend, also äquatorial liegen. Ausserdem biegen häufig Fasern aus einer Schicht nach innen oder aussen um, wie es scheint, in der nächsten mit rechtwinklig veränderter Richtung fortlaufend. Die Dicke dieser einzelnen Lagen oder Schichten nimmt von innen nach aussen zu stetig ab ... Durch diesen eigentümlichen Bau ist es bedingt, dass man auf Schnitten sowohl senkrecht wie parallel zur Längsrichtung des Tieres stets abwechselnde Züge von horizontal liegenden Fasern und solchen Schichten findet, in denen nur die Querschnitte der Fasern als dunkle resp. helle Punkte erscheinen" (F. E. Schulze). Die Fasern zeigen Zellulosereaktion und stellen das „geformte Sekret" dar. Da jede einzelne Faser doppeltbrechend ist (wie Sehnenfasern, Muskelfibrillen, Chitinfasern), so bietet die Untersuchung im polarisierten Licht ein einfaches Mittel, um die in Frage kommenden Strukturverhältnisse festzustellen. An Quer- oder Längsschnitten durch den Cynthia-Mantel erscheinen dann „die der Länge nach

horizontal liegenden Faserzüge bei einer Orientierung unter $\pm 45^0$ zwischen gekreuzten Nikols im schönsten weissen Licht, während die dazwischen liegenden Schichten der quer durchschnittenen, also von oben in ihrer Längsachse gesehenen Fasern (Faserquerschnitte) unter jedem Azimuthe vollständig dunkel bleiben". Es ist klar, dass, wenn man sich ein solches Faserschichtensystem als Hülle (Membran) um einen kugeligen oder sonstwie gestalteten Zellkörper allseitig gleichmässig herumgelegt denkt, auf jedem Durchschnitt die den neutralen Achsen entsprechenden Partien der Membran bei gekreuzten Nikols dunkel, die unter $\pm 45^0$ orientierten Partien aber helleuchtend (bzw. komplementär gefärbt bei Anwendung eines Gipsblättchens) erscheinen müssen, wie es bei Pflanzengeweben tatsächlich der Fall ist. Dies beweist natürlich nur, dass doppeltbrechende Teilchen in faserartiger Anordnung in der Ebene eines solchen Schnittes liegen; es lässt sich aber bei der Feinheit der einzelnen Schichtenlamellen in den meisten Fällen nicht mit Sicherheit ausmachen, ob auch eine solche regelmässige Abwechslung der Richtung der Mizellarreihen (Mizellarfasern) in aufeinanderfolgenden Schichten stattfindet, wie im dicken Tunicatenmantel. Dennoch muss man, glaube ich, einen solchen rhythmischen Strukturwechsel auch hier voraussetzen. Darauf weist nicht nur das so häufige Vorkommen kreuzstreifiger Strukturen in verschiedenen Pflanzenzellmembranen hin, sondern auch das Flächenbild derselben im polarisierten Licht. Bezüglich des ersteren Vorkommens hat es seit Naegeli nicht an Stimmen gefehlt, welche die gekreuzte Streifung in eine und dieselbe Schichte der Zellhaut verlegen und daher nicht auf eine Überkreuzung fibrillenartiger Gebilde beziehen, sondern auf eine wirkliche Durchdringung in derselben Lage. Ich bin aber mit Correns der Meinung, dass die verschieden gerichteten Streifen auch verschiedenen Schichten angehören. Zugunsten derselben scheint mir vor allem auch die Tatsache zu sprechen, dass erfahrungsgemäss Zellmembranen in der Flächenansicht meist nur ausserordentlich schwach polarisieren. Es gilt dies auch in Fällen, wo die Dicke der Wand durch Ablagerung zahlreicher Verdickungsschichten sehr erheblich ist (Handb. S. 359). Auch dann verhalten sich pflanzliche Zellmembranen wie isotrope Platten, wenn das Licht senkrecht auf ihre Fläche fällt, während Quer- und Längsschnitte sich in der erwähnten Weise in hohem Grade optisch wirksam erweisen. Ein solches Verhalten erklärt sich

nun leicht, wenn man der Membran eine (wenn auch nur im molekularen Sinn) fibrilläre Struktur zuschreibt, derart, dass längs- und querverlaufende Fasersysteme sich annähernd rechtwinklig kreuzen, wobei die einzelnen Fibrillen (Mizellarreihen) sich optisch ähnlich verhalten wie in den dicken Faserschichten des Tunicatenmantels. Man sieht leicht, dass eine deutlich ausgeprägte, abwechselnd dunkle und helle Schichtung auch zwischen gekreuzten Nikols am Quer- oder Längsschnitt deutlich hervortreten müsste (was ja freilich in der Regel nicht der Fall ist), denn alle jene Schichten, in welchen die angenommenen Fibrillen quergetroffen sind, müssten natürlich in jeder Lage dunkel bleiben. In gewissen Fällen ist dies nun wirklich so, zum Beispiel bei den Steinzellen von Podocarpus nach Correns (Handb. S. 360).

Zugunsten einer solchen Auffassung scheint mir aber vor allem der Umstand zu sprechen, dass entsprechende Strukturverhältnisse schichtenweise abgelagerter geformter Sekrete sich in weitester Verbreitung und in dem verschiedensten Material ausgeführt bei den Cuticularbildungen niederer und höherer Tiere finden. Wenn man diese Erscheinungen in ihrer Gesamtheit überblickt, so kann, meine ich, kein Zweifel darüber bestehen, dass es sich um ein durchgreifendes Bildungsgesetz handelt, dessen Bedeutung klar hervortritt, wenn man sich erinnert, dass es in der Mehrzahl der Fälle darauf ankommt, Schutzhüllen zu erzeugen, welche ihren Zweck nur dann erfüllen, wenn sie äusseren Einwirkungen gegenüber eine genügende Festigkeit besitzen. Dass dies aber gerade durch eine Struktur, wie die eben erwähnte, am besten gewährleistet wird, bedarf keiner näheren Erörterung.

Als einen Fall, der sich den bisher besprochenen unmittelbar anschliesst, erwähne ich die gewöhnlich als „chitinig“ bezeichnete Cuticula vieler Würmer. Mit den Pflanzenzellmembranen lassen sich diese festen Sekrete infolge ihrer Zartheit und dementsprechend der Feinheit der Struktur am ehesten vergleichen. Indem ich in bezug auf Details auf meine Darstellung im Handbuch (S. 818 ff.) verweise, erwähne ich nur die besonders bemerkenswerten Untersuchungen v. Ebner's über die „Haut“ der Gordiiden, welche aus einer äusseren, faserlosen dünnen und einer inneren viel dickeren faserigen Schichtenfolge besteht, welch letztere einer einfacheren Lage von (sezernierenden) Bildungszellen unmittelbar aufruht. An dem Vorhandensein einer fibrillären Struktur lässt sich hier nicht zweifeln.

An Querschnitten erscheint die Faserlage der Haut geschichtet, besonders deutlich dann, wenn die eine Faserlage richtig quer-, die andere der Länge nach getroffen ist.

Solche Querschnitte zeigen dann zwischen gekreuzten Nikols das Bild abwechselnd heller und dunkler Streifen, wenn sie unter $\pm 45^0$ zu den Polarisationsebenen orientiert sind. In der Flächenansicht bieten solche Cuticulae genau das Bild kreuzstreifiger pflanzlicher Zellmembranen mit allen Einzelheiten, so dass ich nicht anstehe, ihnen, wenn auch in sozusagen vergröbertem Maassstab, eine gleiche Struktur zuzuschreiben. Dies gilt insbesondere auch hinsichtlich der für manche Bastzellen so charakteristischen gekreuzten Tüpfel (Porenkanäle). Die letzten Zweifel werden beseitigt, wenn man die geschichteten Chitinhäute der Arthropoden zum Vergleich heranzieht, die ja zweifellos als geschichtete und geformte Sekrete einer „chitinogenen" einschichtigen Zellage zu deuten sind. Untersucht man beispielsweise den Chitinpanzer gewisser Käfer (Lamellicornier), so besteht, abgesehen von der (zuerstgebildeten) dünnen und pigmentierten „Aussenlage" (Bütschli), welche, wie bei den meisten Arthropoden, eine sehr ausgeprägte Zellenzeichnung, gewissermaassen einen Abdruck der sezernierenden Zellschicht, erkennen lässt, jede einzelne Lamelle der geschichteten „Hauptlage" aus durchsichtigen, etwas flachgedrückten Stäben („Balken" Bütschli's) oder dicken Fasern, die im allgemeinen parallel verlaufend und, stellenweise miteinander anastomosierend, ihrerseits wieder aus sehr feinen Fibrillen bestehen. Besonders bemerkenswert ist die Tatsache, dass sich die Richtung der Chitinfasern oder Balken in benachbarten Schichten in der Regel annähernd rechtwinklig kreuzt. An Quer- oder Längsschnitten erscheinen daher die faserigen Strukturelemente genau wie beim Tunicatenmantel oder der Wurmcuticula wieder abwechselnd in der Ebene des Schnittes verlaufend oder quergetroffen, so dass zwischen gekreuzten Nikols bei passender Orientierung das Bild heller oder dunkler Schichten sich ergibt, indem die Chitinfasern — wie die meisten tierischen Fasern (oder Zellulosefibrillen) — einachsig doppeltbrechend sind. Sehr verbreitet, aber in sehr verschiedenartiger Anbildung, finden sich bei Käfern konzentrisch geschichtete derartige Lamellensysteme, deren Struktur in auffallender Weise an jene der Haversischen Systeme der Knochen der Wirbeltiere erinnern. Es bedarf kaum des besonderen Hinweises, dass Strukturen wie die eben be-

schriebenen der mechanischen Beanspruchung der betreffenden Teile in hervorragender Weise angepasst sind. Handelt es sich doch hier nicht, wie bei den Extremitätenknochen der Wirbeltiere, vorwiegend um Druckwirkungen, welche sich parallel der Längsachse fortpflanzen, entsprechend der Last des darauf ruhenden Körpers, sondern im wesentlichen um die Notwendigkeit einer Verbiegung Widerstand zu leisten. Ein hoher Grad von Elastizität und Biegungsfestigkeit ist hier die Vorbedingung genügender Brauchbarkeit, und dieser wird offenbar durch den geflechtartigen Charakter der Struktur am besten Genüge geleistet. Auch für den Crustaceenpanzer glaube ich gezeigt zu haben (Handb. S. 839ff.), dass es sich um faserig-fibrilläre, von spaltenförmigen Löchern (Porenkanälen) durchsetzte, also netzförmige Lamellen handelt, welche, in grosser Zahl übereinandergeschichtet, lagenweise eine streng gesetzmässige Änderung in der Verlaufsrichtung der Fasern erkennen lassen, indem dieselben sich in benachbarten Schichten annähernd rechtwinklig kreuzen.

Wenden wir uns nun zu dem vielleicht wunderbarsten Fall geformter Sekrete, den Schalen- (Gehäuse-)Bildungen der Gastropoden (Schnecken), so begegnen wir, in Kalk ausgeführt (fast ohne jede organische Beimischung), abermals dem gleichen Strukturprinzip. Indem ich bezüglich aller Einzelheiten auf meine Darstellung im Handbuch verweise, muss ich mich hier begnügen, in kurzen Worten das wesentliche Resultat der Untersuchung wiederzugeben. In allen bisher geprüften Fällen kommt den Schalen der Gastropoden eine blätterige oder lamelläre Struktur zu, derart, dass die Schale in ihrer ganzen Dicke aus mehreren übereinanderliegenden Systemen dünner Kalkplättchen besteht, welche wie die Blätter eines Buches parallel nebeneinanderliegen und in allen Schichten auf der schmalen Kante stehen, so dass ihre Ebene immer senkrecht zur Ebene der Schale gerichtet ist. Die Ebenen der Plättchen bilden in benachbarten Schichten stets miteinander einen rechten Winkel. Niemals fällt die Ebene der Plättchen mit der Schalenfläche zusammen. Jedes einzelne Plättchen besteht wieder aus einer ausserordentlich grossen Zahl feinster Kalkfasern, deren Richtungen sich in je zwei unmittelbar benachbarten Elementen rechtwinklig kreuzen. Diese Fasern verlaufen meist schräg unter einem Winkel von 45° geneigt. Die Ähnlichkeit dieser Struktur mit gewissen

derberen Chitinskelettbildungen (Lamellicornia) ist so in die Augen springend, dass es des besonderen Hinweises kaum bedarf. Es ergibt sich also ganz unverkennbar, dass zwischen dem feineren Bau der Schneckenschalen, der „Hauptlage" der cuticularen Skelettbildungen bei Käfern und dem der Wurmhaut (Gordiiden, Lumbriciden, Anneliden usw.), dem Tunicatenmantel und in letzter Linie auch der Pflanzenzellmembranen ein prinzipieller Unterschied nicht besteht. Immer handelt es sich um Fasern (Fibrillen), welche zu Lamellen zusammentreten und entweder einzeln verlaufen oder zu mehr oder minder dicken Bündeln zusammentreten; letzterenfalls kommt es (besonders bei Lamellicorniern und Schnecken) oft zu geflechtartigen Bildungen, indem durch Abzweigung von Fibrillen Anastomosen benachbarter Bündel entstehen, die, wenn sie reichlich vorhanden sind, zur Bildung von Platten führen, deren Längsgliederung sich dann nur noch durch gleichgerichtete schmale Spalten verrät. Als besonders charakteristisch muss der gekreuzte Verlauf der Faserung in je zwei benachbarten Lamellen oder Schichten gelten.

Man kann es verstehen, dass der Nachweis so ausserordentlich komplizierter und zugleich höchst zweckmässiger Strukturverhältnisse in Produkten des lebenden Körpers, die schliesslich mit diesem gar nicht mehr in direktem Zusammenhang stehen (pflanzliche Zellhaut, Chitinskelett, Schneckenschale), Zweifel hervorgerufen hat, ob man hier wirklich das Recht hat, von „Sekreten" zu sprechen. Das sprechendste Beispiel liefert die umfangreiche und sachlich ausgezeichnete Monographie von Nathusius v. Königsborn, „Untersuchungen über nicht zellulare Organismen". Für ihn ist die Zelle im herkömmlichen Sinne keineswegs der eigentliche Elementarorganismus, sondern er glaubt ein selbständiges, von der Zelle gänzlich unabhängiges Leben und inneres (intussuszeptionelles) Wachstum auch noch in zellenfreien Körperbestandteilen, wie Eihäuten, Chitinschichten, Bindegewebsfibrillen und Molluskenschalen, zu finden und betrachtet gerade auch die letzteren als einen vollkommen „selbständig lebenden" Organismus, der sich ohne direkte Einwirkung von Zellen entwickelt und vergrössert. „Wie kann es", so ruft er aus, „als Cuticularbildung bezeichnet werden, wenn die neu entstandenen Schichten in gar keinem Zusammenhang mit denjenigen Geweben stehen, die sie absondern sollen! Wenn die Schnecke

mit dem Gehäuse, wie allgemein angenommen wird, nur durch den Spindelmuskel zusammenhängt, wenn bei Cormopoden (Muscheln) ein Zusammenhang des Mantelrückens mit der Schale nicht angenommen wird, dann ist es doch — man verzeihe den deutlichen Ausdruck — ein Unsinn, dort eine Cuticularbildung anzunehmen." Nathusius wendet sich hier hauptsächlich gegen Keferstein welcher schon ganz richtig die Molluskenschalen als Cuticularbildungen (Sekrete) gedeutet hatte: „Es scheint sicher dem Wesen der Schalen am meisten zu entsprechen, wenn wir sie als Cuticularbildungen ansehen, wie sie in mannigfaltigster Weise im Tier- und Pflanzenreich vorkommen. Doch wie nirgends sonst finden wir bei diesen mächtigen Cuticularbildungen der Mollusken, den Schalen, eine merkwürdige Mischung des organischen und mineralischen Stoffes, die beide eine gewisse Selbständigkeit bewahren, dadurch besonders ausgedrückt, dass der kohlensaure Kalk teilweise zu Kristallen zusammengelagert ist, welche von organischen Häuten umgeben werden" (Keferstein).

Was nun den Einwand von Nathusius betrifft, so gibt es ja eine Menge Fälle, wo typische, als Zellsekrete aufzufassende Cuticularbildungen nur zeitweise (während der Entwicklung) mit den Bildungszellen zusammenhängen, um später völlig frei zu werden (Radula der Schnecken) und andererseits nicht minder komplizierte Strukturen zeigen. Man könnte auch auf gewisse, oft hervorgehobene Analogien zwischen dem Molluskenkörper und der von ihm ausgeschiedenen Schale und einem pflanzlichen Protoplasten in seiner von ihm gebildeten Zellulosehülle hinweisen. Auch hier braucht keineswegs eine dauernde und unwandelbare Verbindung mit der Zellhaut zu bestehen, und doch können sowohl von innen wie (durch extramembranöses Plasma) von aussen her neue Zelluloseschichten angelagert werden.

Es ist kein Zufall, dass sich ganz entsprechende Strukturen bei Zellprodukten (geformten Sekreten) des Wirbeltierkörpers finden, die bis in die kleinsten Einzelheiten den eben geschilderten Befunden bei Pflanzen und wirbellosen Tieren entsprechen, und es ist darauf um so mehr Gewicht zu legen, als gerade hier noch ziemlich allgemein die Neigung besteht, solche Bildungen nicht als an sich leblose Zellprodukte (Sekrete), sondern als lebendige, selbständig wachstumsfähige „Gewebe" anzusehen, also ganz im Sinne von Nathusius zu deuten.

Es ist hier in erster Linie das fibrilläre „Bindegewebe" zu nennen. Betrachten wir als ein Beispiel, welches sich den ge-

schilderten Cuticularbildungen wirbelloser Tiere in Beziehung auf Entstehung und Struktur unmittelbar anschliesst, zunächst die Chordascheide niederer Fische, so stellt sie sich als ein gänzlich zellenfreies Produkt der Chordaepithelzellen dar, welches in demselben Sinne als ein geformtes Sekret aufgefasst werden muss wie etwa der Chitinpanzer eines Arthropoden oder eine Schneckenschale. Die Chordascheide der Cyklostomen und des Acipenser besteht histologisch aus zwei wesentlich verschiedenen Hüllen der dicken zellenlosen Faserscheide und der äusseren elastischen Haut. An der ersteren lassen sich (bei Myxine) drei Schichten unterscheiden, und zwar beruht deren Unterscheidbarkeit auf einem gekreuzten Verlauf der Fasern. Der Kreuzungswinkel der Fasern in den aufeinanderfolgenden Schichten beträgt nach Messungen v. Ebner's etwa 45—60°. Wir haben es also hier mit einem Objekt zu tun, welches ganz klar beweist, dass, wie in einer echten Cuticularbildung, eine höchst komplizierte funktionelle Struktur sich innerhalb einer dicken Bindegewebshaut entwickeln kann, ohne dass für deren Anbildung eingeschlossene Zellen maassgebend sind, eine Tatsache, die, wie ich glaube, in entwicklungsmechanischer Hinsicht die grösste Beachtung verdient. Das gleiche gilt übrigens auch für das Corium niederer Wirbeltiere. Bei Amphibienlarven lässt sich schon in einem frühen Stadium an Flächenpräparaten des Coriums eine kreuzstreifige oder, wie sich O. Schultze sehr zutreffend ausdrückt, „strohmattenartige" Zeichnung deutlich erkennen, welche die erste Andeutung der späteren Anordnung der Bindegewebsbündel darstellt, und das gleiche ist bei etwas älteren Larven an Körperstellen der Fall, wo das Corium noch ziemlich dünn ist. Die Untersuchung auf Querschnitten zeigt, dass zwar die fibrilläre Schichtung schon verhanden ist, aber ohne dass das Corium schon Zellen oder auch nur horizontal sich ausbreitende Ausläufer von solchen enthielte (Schuberg). Wenn seinerzeit Leydig die Chitinskelette der Arthropoden als chitinisiertes Bindegewebe bezeichnete, so wird dies in Anbetracht solcher Bildungen nicht nur begreiflich, sondern es ergibt sich eine solche Ausdrucksweise sozusagen ganz von selbst. Fraglos ist uns in solchen zellenfreien Strukturen auch der Schlüssel zum Verständnis zellenhaltiger Bindegewebsschichten gegeben, denn diese unterscheiden sich nicht prinzipiell vom zellenlosen Bindegewebe, sondern lediglich dadurch, dass das Gesetz der periodischen

Richtungsänderung auch die Bildungszellen selbst betrifft. Es ist eine Frage für sich, worauf dies beruht. Bindegewebige Häute und Membranen, welche dehnenden Kräften Widerstand leisten sollen, und bei denen es auf grosse Festigkeit ankommt, wie zum Beispiel Fascien, zeigen meist deutlich zwei sich mehr oder weniger genau unter rechtem Winkel kreuzende Fibrillensysteme, wobei die einer Richtung angehörenden Bündel immer in einer Schicht zusammenliegen. „Die Cutis der Selachier besteht, wie diejenige aller niederen Wirbeltiere, aus übereinanderliegenden Bindegewebslamellen. Jede derselben setzt sich aus einer einschichtigen Lage parallel geordneter Faserbündel zusammen. Die Fibrillenbündel je zweier übereinanderliegender Lamellen haben einen verschiedenen Faserverlauf, die einen der Längsachse des Tieres parallel, die anderen senkrecht zu derselben, so dass sie, von der Fläche gesehen, einander unter rechtem Winkel kreuzen. Man mag daher der Quer- oder der Sagittalebene des Tieres parallel schneiden, stets erhält man Lagen querdurchschnittener Bündel, welche mit den der Länge nach getroffenen in vollkommen regelmässiger Weise abwechseln. Die grösste Dicke besitzen die tieferen Lamellen, während die nach der Epidermis zu gelegenen an Dicke allmählich abnehmen. In den Bau der Lederhaut gehen endlich noch in einer dritten Richtung isoliert verlaufende Bindegewebsbündel ein. Dieselben durchsetzen die eben beschriebenen, sich kreuzenden Lamellen, indem sie senkrecht zum subkutanen Gewebe bis zur Epidermis aufsteigen“ ... „Zwischen den in horizontaler Richtung sich kreuzenden Bindegewebslamellen finden sich Zellen. Da sie den Bindegewebsbündeln langgestreckt anliegen, so ist in zwei übereinanderliegenden Lamellen ihre Verlaufsrichtung natürlich auch eine unter rechtem Winkel sich kreuzende, entsprechend der Richtung der Bündel, welcher sie folgen“ (O. Hertwig). Sieht man von den zwischenliegenden Bildungszellen ab, so ist die vollkommenste Analogie im Aufbau mit der Struktur der früher geschilderten echten Cuticularbildungen geradezu überraschend.

Von solchen Bildungen zur Struktur des Knochengewebes der Wirbeltiere in seiner typischen Ausbildung ist nur ein Schritt. Hier ist vor allem an die Untersuchungen v. Ebner's anzuknüpfen, welche die Grundlage unserer Kenntnisse bilden. An Präparaten der Compacta von Röhrenknochen grösserer Säugetiere bietet sich sowohl an den Haversi'schen wie an den umhüllenden (General)lamellensystemen eine überaus auffällige optische Ver-

schiedenheit im Aussehen der einzelnen Lamellen, sowohl im Quer- wie im Längsschnitt, dar. Regelmässig abwechselnd erscheinen die einen homogen, je nach der Einstellung hell glänzend oder dunkel, die anderen matt und dunkel bei einer Einstellung, wo jene hell erscheinen und umgekehrt. Die Erklärung dieser charakteristischen Struktur, welche auf den ersten Blick an gewisse Chitinbildungen (bei Käfern) erinnert, hat zuerst v. Ebner gegeben, indem er zeigte, dass der auffallende Unterschied im Lichtbrechungsvermögen benachbarter Lamellen auf der Zusammensetzung derselben aus verschieden gerichteten doppeltbrechenden Fibrillen (Bindegewebsfasern) beruht, die in feinen Bündeln vereinigt sind. Untersucht man Stellen eines Querschliffes, wo die lamelläre Struktur deutlich ausgebildet ist, so erkennt man bei starker Vergrösserung leicht, dass die glänzend erscheinenden Lamellen, die meist schmäler sind als die matten, eine deutlich faserige Struktur zeigen, wobei die Fibrillen in der Schliffebene verlaufen, während die meist breiteren matten Lamellen punktiert erscheinen. Es rührt also das verschiedene optische Verhalten benachbarter Lamellen davon her, dass die Knochenfibrillen abwechselnd in zueinander senkrechten oder nahezu senkrechten Richtungen verlaufen. Dem entspricht natürlich auch die Tatsache, dass die Richtungen der Knochenzellen in den beiden Arten von Lamellen eine verschiedene ist, so dass sie in den punktierten Lamellen im Querschnitt, in den gestreiften dagegen im Längsschnitt erscheinen. Nach Kölliker ist die Verlaufsrichtung der Fibrillen am häufigsten so, dass sie sich in benachbarten Lamellen unter einem rechten Winkel kreuzen, dabei aber in jeder Lamelle einen Winkel von etwa 45° mit der Achse des Haversi'schen Kanales bilden. Sehr häufig kommt es auch vor, dass die einen Fasern quer oder nahezu quer und die anderen sehr steil ansteigend unter Winkeln von 20—30° zur Achse des Kanales verlaufen. Die Bündel treten aber auch aus der Lamellenebene heraus, um in eine nächstfolgende überzutreten, alles Verhältnisse, wie sie auch bei zellenfreien Kutikularbildungen der Arthropoden und bei Schneckenschalen gegeben sind. Wie man sieht, ist das wesentliche Resultat der Untersuchungen v. Ebner's in dem Nachweis gegeben, dass das einzige konstante Formelement des Knochens die leimgebende, selbst unverkalkte Bindegewebsfibrille ist, so dass sich das Knochengewebe mit Fug und Recht unter diejenigen

Gewebsformen einreihen lässt, welche man unter dem Namen fibrilläres Bindegewebe zusammenfasst, und da dieses nicht sowohl durch die Zellen als vielmehr durch die von ihnen als geformtes Sekret erzeugten Fasern charakterisiert ist, so hat man auch den Knochen als solches aufzufassen. Der Unterschied liegt nur darin, dass hier die die Fibrillen zusammenhaltende Kittsubstanz durch Einlagerung reichlicher Mengen amorpher phosphorsaurer und kohlensaurer alkalischer Erden gewissermaassen mineralisiert ist. „Das Knochengewebe besteht nach v. Ebner aus leimgebenden Fibrillen, die durch eine starre, die sogenannte Knochenerde enthaltende Kittsubstanz verbunden werden, in welcher verschieden gestaltete anastomosierende Hohlräume eingegraben sein können, die Zellen oder Zellausläufer enthalten." Dass mit dieser Auffassung die optischen Eigenschaften der Knochensubstanz in vollkommenster Übereinstimmung, soll hier nur flüchtig angedeutet sein (vgl. Handb. S. 1099).

Man muss sich wundern, dass trotz des nachdrücklichen Hinweises von Leydig die Übereinstimmung der Struktur kutikularer Chitinbildungen und echten Bindegewebes bisher auch seitens der Morphologen fast ganz unbeachtet geblieben ist, von den entsprechenden Strukturen der Knochen, Schneckenschalen, des Tunicatenmantels, der Wurmhaut und pflanzlicher Zellhäute gar nicht zu reden. Wie wenig für das Zustandekommen solcher geformter Sekrete das Vorhandensein oder Fehlen eingestreuter (interstitieller) Zellen als maassgebender Bildungsfaktor in Betracht kommt, das zeigt sich nirgends deutlicher als bei der Struktur des Zellulosemantels vieler Tunicaten, wo Zellen erst nachträglich einwandern. Das soll natürlich nicht heissen, dass solche Zellen, wo sie vorhanden sind, nicht durch ihre Lage eine gerichtete Struktur des Sekretes bedingen könnten, sondern nur, dass eine solche auch dann zustande kommen **kann**, wenn die Bildungszellen in einer flächenhaften einschichtigen Lage ausgebreitet liegen und interstitiell gänzlich fehlen. Dies ist aber eine so merkwürdige Tatsache, dass sie wohl geeignet erscheint, das Interesse des Morphologen und ebenso des Physiologen gleichmässig auf sich zu ziehen. Muss es nicht in höchstem Grade überraschen, in einer fast nur aus kohlensaurem Kalk bestehenden zellenfreien Gastropodenschale, die mit dem lebendigen Tierkörper, den zu umhüllen und zu schützen sie bestimmt ist, in gar keinem direkten Zusammenhang mehr steht, eine Struktur zu finden, die an Kompliziertheit und

zugleich mechanischer Zweckmässigkeit alles übertrifft, was uns sonst die Natur in aus Zellen aufgebauten Geweben und Organen bietet? Und ist es nicht höchst wunderbar, dass ganz analoge, bis in die kleinsten Einzelheiten übereinstimmende Strukturen ebenso auch, in dem verschiedensten organischen Material ausgeführt, in anderen an sich zellenfreien aber natürlich von Zellen erzeugten (sezernierten) Kutikularbildungen auftreten und schliesslich auch in zellenhaltigen Bindesubstanzen (Cutis, Knochen) der Wirbeltiere sozusagen nachgeahmt werden?

Es sind entwicklungsmechanische Probleme der Sekretionsphysiologie, welche hier zur Entscheidung vorliegen; Fragen, die ich freilich vorläufig nur anregen, nicht aber mit genügender Sicherheit beantworten kann. Ob wir eine pflanzliche Zellmembran, eine Wurmcuticula, den Tunicatenmantel, das Chitinskelett der Arthropoden, die Kalkschalen der Schnecken, die Chordascheiden oder die Cutis niederer und schliesslich die Knochen höherer Wirbeltiere betrachten, immer beobachten wir an allen diesen „geformten Sekreten", wenn sie nur irgend erheblichere Dicke erreichen, eine Aufeinanderfolge von mehr oder weniger deutlich voneinander gesonderten Schichten (Lagen), deren optische Unterscheidbarkeit in erster Linie von einer Verschiedenheit der Struktur abhängig ist. Als gemeinsames Strukturprinzip ist der Aufbau aus feinsten Fasern (Fibrillen) zu nennen, die bei aller Verschiedenheit des Materials, aus dem sie bebestehen (Zellulose, Chitin, Kalk, collagene Substanz), auch in bezug auf gewisse physikalische Eigenschaften, namentlich hinsichtlich ihrer optischen Wirkungen (Doppelbrechung), eine auffallende Übereinstimmung zeigen. Man wird nicht leugnen können, dass schon in diesem Verhalten ein Hinweis auf eine gleichartige oder doch wenigstens ähnliche Bildungsweise gegeben ist. Bildet doch das Licht das feinste Reagens für die Erkenntnis molekularer Strukturverhältnisse, die ihrerseits wieder in nächster Beziehung stehen zur Genese solcher Substanzen. Es kann ja wohl kaum bezweifelt werden, dass die Anisotropie aller jener organisierten Fasern (von den Kalkfasern der Schneckenschalen ist das selbstverständlich) im wesentlichen auf einer gesetzmässigen Anordnung der kleinsten Teilchen (Mizellen) in denselben beruht, einer Anordnung, die man dann wohl als kristallartig bezeichnen darf, wobei es fraglich bleibt, inwieweit auch die Mizellen an und für sich schon doppeltbrechende Eigenschaften besitzen, was aus theoretischen Gründen wohl für wahrscheinlich gelten kann.

Wenn ich den Versuch wage, die Entstehung aller der beschriebenen, teils kutikularen (das heisst einseitig abgeschiedenen), teils gleichmässig rings um die Bildungszellen abgelagerten „geformten Sekrete" als eine Art von Kristallisationsprozess zu deuten, so bin ich mir wohl bewusst, dass für eine solche Auffassung das Wesentlichste noch aussteht, nämlich eine genauere Kenntnis ihrer Entwicklungsgeschichte, denn das Wenige, was wir darüber zurzeit wissen, reicht nicht im entferntesten aus, eine „Theorie" zu begründen. Immerhin können die folgenden Betrachtungen vielleicht als „Arbeitshypothese" weitere Untersuchungen fördern helfen.

Als Ausgangspunkt wähle ich die Kalkschale der Gastropoden, weil es sich hier tatsächlich und unbezweifelbar um ein geformtes Sekret handelt, welches im wesentlichen aus kristallinischem kohlensauren Kalk, fast ohne jede organische Beimengung, besteht, aber in einer so eigenartigen und besonderen Ausgestaltung und Anordnung wie sonst nirgends. Als Strukturelement tritt uns überall die Kalkfaser entgegen, ein Gebilde, das ganz offenbar aus einem von den Bildungszellen primär abgeschiedenen flüssigen Sekret auskristallisiert sein muss. Die grosse, ja ausschlaggebende Rolle, welche Kristallisationsprozesse bei der Bildung vieler mineralisierter Skelettbildungen spielen, tritt nirgends klarer hervor als bei den Sternkorallen (Madreporarien), die ähnlich wie die Gastropodenschalen ausserordentlich arm an organischer Substanz sind (Handb. S. 649). Nach Kölliker bestehen alle Madreporarienskelette „aus unregelmässig prismatischen Kalkfasern (Kalknadeln)" die unter allen Umständen von „kristallinischer Beschaffenheit" sind. Diese Kalkfasern sind so gruppiert, dass sie bald sternenförmige Figuren, bald federartige Zeichnungen bewirken, und stehen im allgemeinen senkrecht auf der Längsachse der Schichtungslinien, die sehr regelmässig sich wiederholen. Sehr häufig sind kleine dunkle Lücken oder Flecken, die reihenweise zwischen den Kalkfasern liegen und unverkennbar Zentren des strahligen Gefüges bilden. Auch v. Koch beschreibt das Madreporarienskelett als „zusammengesetzt aus kristallinischen Sphäroiden, welche entweder direkt mittels ihrer peripheren Kristallenden untereinander verbunden sind oder durch kleine isolierbare Kristalle miteinander verkittet werden". Es begegnen uns also hier als Strukturelemente Kalksphäriten mit sehr geringer organischer Beimischung, wie sie sich auch sonst aus geeigneten Lösungen von $CaCO_3$ ausscheiden und schon bei der

Bildung der Kalkschalen von Foraminiferen eine wichtige Rolle spielen; auch ist ausdrücklich an die ganz entsprechende Struktur der Stärkekörner (und Inulinsphären) zu erinnern. Es gibt also nicht nur anorganische, sondern auch aus organischer Substanz bestehende Sphärokristalle. Der Ausdruck „Sphärokristall" stammt von Naegeli, der gewisse mikroskopisch kleine, kugelige Gebilde mit mehr oder weniger deutlicher radiärer Struktur, welche im Polarisationsmikroskop ein Kreuz zeigen, so benannte. In die Kristallkunde hat dann wohl Lehmann den Ausdruck eingeführt. Rosenbusch gebraucht ihn für „homogene kugelige Kristallgebilde radialfaseriger Struktur". Während Lehmann Sphärokristalle durch büschelige oder pinselförmige Verzweigungen eines zentralen, kleinen Kriställchens entstehen lässt, fasst sie A. Meyer ganz allgemein als Drusen radialgestellter, um ein Zentrum geordneter, feiner Nadeln auf. Bütschli wieder ist der Meinung, dass die Sphärokristalle, namentlich auch die der kolloiden Kohlehydrate (Stärke, Inulin), einen wabigen Bau zeigen. Einen gewissermaassen vermittelnden Standpunkt nimmt Quincke ein, der als Sphärokristall „ein rundes Gebilde bezeichnet, welches zwischen gekreuzten Nikol'schen Prismen ein dunkles Kreuz zeigt, parallel den Hauptschnitten derselben, im Azimut 0 und 90°". Er unterscheidet zwei Hauptklassen von Sphärokristallen: erstens solche, bei denen eine Reihe ähnlicher Kristallnadeln radial angeordnet liegen, wie in einer Kristalldruse, und zweitens Sphärokristalle, welche aus radial angeordneten Blasen (Waben) bestehen. Ausserordentlich häufig erscheinen Sphäriten konzentrisch geschichtet, ein Strukturverhältnis, welches ohne allen Zweifel auf einer periodischen Ausfällung im Sinne Liesegang's beruht. Es ist besonders zu beachten, dass in jedem solchen Falle die aufeinanderfolgenden Schichten, sofern sie chemisch gleichartig sind, auch in bezug auf ihre feinere Struktur völlig übereinstimmen, ganz im Gegensatz zu allen früher besprochenen Kutikularbildungen. In einem Kalkosphäriten oder einem Stärkekorn liegen doppeltbrechende Teilchen in Richtung der Radien um ein Zentrum angeordnet, und dieser Bau geht dann durch alle Schichten gleichmässig hindurch, so dass die Summe derselben sich optisch wie ein einheitlich radiär kristallinischer, aus doppeltbrechenden Fasern aufgebauter Körper verhält. Dies gilt nicht für pflanzliche, ebenfalls geschichtete Zellmembranen und erst recht nicht für tierische

Kutikularbildungen der verschiedensten Art. Das Polarisationskreuz kommt in beiden Fällen in wesentlich verschiedener Weise zustande. Während die doppeltbrechenden Teilchen dort in allen Schichten radiär angeordnet liegen, sind sie hier tangential (parallel der absondernden Zelloberfläche) gelagert, und zwar abwechselnd unter annähernd rechtem Winkel gekreuzt in benachbarten Schichten. Dies scheint mir aber ein für die Beurteilung der Entstehung derselben sehr wichtiger Umstand zu sein, denn es ist nicht abzusehen, wie etwas Derartiges lediglich durch periodische Ausfällung im Sinne Liesegang'scher Schichtensysteme zustande kommen sollte.

Eine einfach sphäritische Struktur finden wir, abgesehen von Stärkekörnern und Inulin- (auch Zellulose-) Sphären, auch bei vielen Foraminiferenschalen. So zeigen Globigerinengehäuse zwischen gekreuzten Nikol'schen Prismen in sämtlichen Kammern ein dunkles Kreuz sowie einen oder mehrere farbige Ringe. Die Arme aller Kreuze stehen untereinander parallel. Jede Kammer verhält sich also ähnlich wie ein aus Calcitfasern bestehender Sphärokristall, und die Gesamtheit der Kammern erscheint wie ein Aggregat von solchen. In der Regel handelt es sich nicht um eine direkt erkennbare sphäritische (radialfaserige) Struktur, sondern offenbar um entsprechend angeordnete amikroskopische Calcitteilchen, deren gesetzmässige Lagerung nur bei Anwendung des polarisierten Lichtes deutlich hervortritt. Anscheinend sehr abweichende Polarisationserscheinungen hat Awerinzew bei Orbitolites beobachtet. Die Gesamtschalen verhalten sich hier, bei der Betrachtung von der Breitseite, wie optisch positive Sphärokristalle, doch tritt das schwarze Kreuz nur wenig scharf hervor. „Bei Orbitolites ist deutlich zu erkennen, dass sich die konzentrischen Kammerwände sowie die Wände der Flachseiten optisch umgekehrt verhalten wie die radiär geschichteten. Diese letzteren verhalten sich deutlich wie positiv einachsige, radiär um ein Zentrum geordnete Kristalle, die konzentrischen Wände und die Horizontalwände dagegen wie tangential angeordnete derartige Kristalle" (Rhumbler). Rhumbler ist es nun gelungen, festzustellen, dass die Calcitteilchen wirklich die geforderte Lagerung besitzen, also in den Radiärwänden radiär, in den konzentrischen und horizontalen Wänden tangential gerichtet sind (vgl. Handb. S. 458). Es gelang ihm auch, die physikalischen Ursachen einer so verschiedenen Lagerung aus der Art der Schalenentwicklung klarzustellen.

Das geschilderte optische Verhalten der kalkigen Foraminiferenschalen ist in vieler Beziehung von allergrösstem theoretischen Interesse, indem es zweierlei beweist, erstlich, dass ein typischer Kristallisationsprozess als wesentlicher Bildungsfaktor dabei beteiligt ist, und zweitens, dass die Art der Anordnung kleinster doppeltbrechender Teilchen die optischen Eigenschaften bestimmt, so dass man aus diesen auf jene schliessen kann. Es liegt auf der Hand, dass zwei ihrem Material und Wesen nach so verschieden geformte Sekrete, wie eine Foraminiferenkammer und ein Stärkekorn, strukturell offenbar ganz übereinstimmen. Beide sind als radiär zentrisch gebaute Sphäriten aufzufassen. Beide zeigen ausser konzentrischer Schichtenablagerung auch eine manchmal direkt sichtbare, oft aber nur aus dem Polarisationskreuz zu erschliessende Zusammensetzung aus von einem Zentrum ausstrahlenden, geradlinigen Reihen doppeltbrechender Teilchen. Einer ganz anderen Lagerung solcher Teilchen verdankt der Durchschnitt einer pflanzlichen Zellmembran das gleiche Aussehen zwischen gekreuzten Nikols. Hier sind die doppeltbrechenden Teilchen (wie bei Orbitolites in den exzentrischen Kammerwänden) tangential (parallel der Oberfläche) in Reihen geordnet, die bei entsprechenden Bildungen im Chitinpanzer mancher Arthropoden und im Wirbeltierknochen als deutlich erkennbare Fasern oder Fibrillen entwickelt sind. Dass auch hier bei der Entstehung der betreffenden Strukturen sich Vorgänge abspielen, die man nicht wohl anders als eine Art von Kristallisation zu deuten hat, kann kaum als eine allzu gewagte Hypothese gelten, und ich werde später noch weitere Gründe zugunsten derselben anführen.

Aber auch über die Kräfte, welche die spezielle Anordnung der doppeltbrechenden (kristallinischen) Kalkteilchen bei ihrer Ausscheidung aus einem flüssigen kalkhaltigen Sekret des Zellkörpers bedingen, gibt das Studium der Entwicklung der Foraminiferenschalen erwünschten Aufschluss.

Bekanntlich findet die Anlage einer Neukammer bei den schalenbildenden Rhizopoden nicht in allmählichem Wachstum statt, sondern sie wird mit einemmal durch ein plötzliches Vorfliessen der Körpersarkode durch die Mündung veranlasst. Da bei diesem Vorgang innere Schalenwohnräume nicht leer werden, sich also das Plasma nicht etwa aus den hinteren Kammern zurückzieht, wenn es aus der Mündung hervortritt, so muss das Vorfliessen mit einer raschen Volumvergrösserung des Weichkörpers verbunden sein, von

der ganz ausgeschlossen ist, dass sie durch beschleunigte Quantitätszunahme der plasmatischen Bestandteile des Weichkörpers, also durch eine plötzliche Vermehrung der lebendigen Substanz selbst hervorgerufen sei. An ein solches Wachstum ist um so weniger zu denken, als gerade zur Zeit der Kammerbildung gar keine Nahrung aufgenommen wird. Es ist vielmehr gar nicht zu bezweifeln, dass die erforderliche Volumzunahme des Weichkörpers durch Aufquellung, d. h. durch Aufnahme von Wasser durch den Weichkörper, erreicht wird (Rhumbler 1910). Auch bei der Teilung der Süsswassertestaceen quillt der ursprünglich allein in der Mutterschale geborgene Weichkörper in ganz kurzer Zeit auf etwa das Doppelte seines Volums auf, indem er das für die Tochterzelle bestimmte Plasmaquantum aus der Schalenmündung hervorschiebt. Rhumbler ist geneigt, anzunehmen, dass bei diesen Vorgängen im Körper gebildete Kohlensäure „als osmotisch wirksames Mittel" eine Rolle spielt. Ich halte diese Auffassung für recht wenig wahrscheinlich und bin eher geneigt, an einen reinen Quellungsvorgang, etwa durch eine Reaktionsänderung veranlasst, zu denken.

Hat sich nun schliesslich durch Vorfliessen des sehr wässerigen Plasmas in einer der Neukammer entsprechenden Gestalt auf der Flussfläche der Altkammer die neue Anlage gebildet, so bildet sich alsbald auf der Aussenfläche eine der Kammerform entsprechende Blase, die den äusseren Umhüllungsrand eines grobmaschigen Alveolarsaumes des vorgeschobenen Plasmas darstellt. „Nach ein paar Stunden erscheint der Kontur der äusseren Alveolarwand etwas verdickt und zeigt eine kaum merkliche gelbe Färbung. Diese Haut gibt das äussere Schalenhäutchen ab, dann zieht sich das Plasma zurück und lässt unter dem äusseren Schalenhäutchen eine wässerige (kolloidale) Flüssigkeit von der Dicke der späteren Schalenwand stehen, worauf dann an deren innerer Grenze das ‚innere Schalenhäutchen' in gleicher Weise wie vorher das äussere abgelagert wird". Aus dieser Schilderung Winter's, die sich auf Peneroplis bezieht, ergibt sich, dass die ganze Schalenwand im wesentlichen mit einem Male, in einem 2—3 Tage währenden Vorgang fertiggestellt wird. Die zwischen dem äusseren und inneren Schalenhäutchen gelegene, ursprünglich dünnflüssige Lösung, die allmählich unter Erstarrung verkalkt, repräsentiert die primäre Kammerwand. Rhumbler vermutet, dass die an organischer Substanz

reichen Grenzschichten ursprünglich nichts anderes sind „als einfache Niederschlagsmembranen, die sich unter Gelatinieren des Sekretes durch Berührung mit einer andersartigen Substanz (Wasser, Plasma) ebenso gebildet haben, wie dies auch sonst bei anorganischen Kolloiden an der Berührungsfläche mit fremden Substanzen so oft geschieht".

Was nun die Kalkausscheidung aus jener kolloidalen Lösung betrifft, so handelt es sich dabei gewiss um einen Kristallisationsvorgang, aber nicht in dem Sinne, dass derselbe die Wandbildung an sich bedingt (formgebend wirkt), sondern die Wand wird zunächst vom Weichkörper modelliert; „innerhalb der Wand schlägt sich aber dann der Kalk in bestimmter Orientierung, nämlich mit seinen Hauptachsen senkrecht zu den Wandoberflächen nieder." „Diese charakteristische Anordnung des Kalkes innerhalb der Schalenwand hat nun ebenso, wie die Kammerform selbst, keinerlei spezifisch vitale Faktoren zur Voraussetzung, das zeigen deutlich gewisse Exkreszenzen aus Quecksilberoxydulchromat, die Rhumbler untersuchte, an denen die Kriställchen die gleiche radiäre Anordnung aufweisen." „Man kann sich folgende Vorstellung von der Kalkablagerung machen: Bei der ersten Kalkablagerung auf der Oberflächenschicht des Weichkörpers oder auch auf dem sogenannten inneren Schalenhäutchen wird sich an den Calcitkriställchen eine orientierte Adsorption im Sinne O. Lehmann's abspielen. Es ist das eine Erscheinung, die durch ihre Polarisationsbilder zeigt, dass die Oberfläche von Glas und anderen Fremdkörpern eine ganz bestimmte Orientierung der Kristallstruktur innerhalb der dem Fremdkörper angelagerten Grenzschicht bewirken kann; diese Orientierung ist in unserem Falle die gleiche wie bei dem Quecksilberoxydulchromatkristallen auf dem Quecksilber. Ist aber der Calcit erst einmal in einer Schicht an der Grenzfläche zur orientierten Ablagerung gekommen, so bleibt diese Orientierung auch für die weiteren Calcitablagerungen auf rein physikalische Weise ermöglicht, denn auch die Wände der Quecksilberexkreszenzen bauen Schicht für Schicht unter gleicher Kristallordnung weiter, und was noch überzeugender ist, Kalkgebilde organischer Herkunft (Schwammnadeln) können auf künstlich anorganischem Wege unter Beibehaltung ihrer Kalkorientierung vergrössert werden" (Handb. S. 469).

Haben wir es bei den Foraminiferen vielfach mit sphäri-

tischen Kalkausscheidungen zu tun, die sozusagen vereinzelt auftreten, indem je eine Kammer einen Sphärokristall darstellt, wie auch ein Stärkekorn einem solchen entspricht, so treten uns in den Skelettbildungen der Steinkorallen (Madreporarien) geformte Sekrete entgegen, die aus einer ungeheuren Menge dicht zusammenliegender Sphäriten bestehen, und das gleiche gilt auch von den Kalkschalen der Muscheln. Leider sind wir sowohl über die optischen Eigenschaften wie über die Entstehung der ersteren noch sehr ungenügend unterrichtet, dagegen bieten gerade die letzteren ausserordentlich interessante Beispiele für die Bedeutung von Kristallisationsprozessen bei der Schalenbildung. Auf den ersten Blick scheint die Schalenstruktur der Muscheln mit der der Foraminiferen- oder gar der Gastropodengehäuse gar keine Ähnlichkeit zu haben. Als wesentlichstes Strukturelement treten uns hier in den meisten Fällen säulen- oder prismenförmige Kalkgebilde entgegen, welche wie Basaltsäulen nebeneinanderliegen. Da diese Säulen meist ziemlich senkrecht zur Schalenoberfläche stehen, so bieten sie, von der Fläche gesehen, das Bild einer polygonalen Mosaik, die an ein pflanzliches Parenchym oder an Plattenepithel erinnert.

Betrachtet man einen dünnen Querschliff durch die Schale (Anodonta, Margaritana, Pinna u. a.), so bemerkt man an allen der Länge nach getroffenen Prismen sogleich feine Quer- und Längslinien, wobei die letzteren meist weniger deutlich sind als die Querstreifen und ausserdem (bei Anodonta und Margaritana) der Prismenachse nicht parallel verlaufen, sondern gegen das äussere Ende hin konvergieren (vgl. Handb. Fig. 159 S. 692). So sehr nun auch die Prismenschicht der verschiedensten Muscheln in ihrer Totalität einen sozusagen „mineralischen“ Eindruck macht, so überzeugt man sich doch leicht, dass jedes einzelne Prisma von organischer Substanz umhüllt wird. Es bleibt daher, wenn man den Kalk durch Säuren weglöst, ein Gerüst oder Skelett übrig, welches in allen Details die ursprünglichen Prismen zu wiederholen scheint. Hier interessiert uns dieses aber weniger als die Struktur des eingelagerten Kalkes. Betrachtet man ein beliebiges Schalenstück von Anodonta, Unio oder Meleagrina, welches von der Innenseite her so weit angeschliffen wurde, dass nur noch die ältesten, unmittelbar unter der kalkfreien, organischen Oberflächenchicht gelegenen Prismenenden erhalten sind, so bemerkt man innerhalb jedes einzelnen Querschnittes auf das schönste ein schwarzes Kreuz,

welches die Fläche des optischen Querschnittes in vier helle Quadranten teilt. Die Schenkel der Kreuze fallen stets in die Polarisationsebenen der beiden Nikols. Eine Ringzeichnung macht sich nur insofern bemerkbar, als an Prismenenden, die aus mehreren übereinandergeschichteten, an Grösse von aussen nach innen zunehmenden rundlichen Scheibchen bestehen, der überragende Rand jedes folgenden durch eine dunkle Linie markiert erscheint. Es sind diese Ringe also einfach Schichtensäume. Als wichtigste Folgerung ergibt sich, dass die Substanz der Prismen, soweit sie das geschilderte Verhalten darbietet, eine ganz bestimmte innere Struktur besitzt, indem doppeltbrechende Elemente in radialen Reihen zentrisch um die Achse angeordnet sind. Alle Radien einer Querschnittfläche sind optisch hinsichtlich der Lage ihrer Schwingungsebenen und der Grösse der wirksamen Elastizitäten als gleichwertig anzusehen und verhalten sich so, als ob der nämliche Radius im Kreise herumgeführt würde. Es ist dies aber die Struktur, wie sie Sphärokristallen mit anisotropen Elementen allgemein zukommt.

Dennoch ist ein solches Kalkprisma nicht durchweg als eine Säule von übereinandergeschichteten scheibenförmigen Sphäriten aufzufassen, sondern, wie Bütschli gezeigt hat, als ein kegel- oder pyramidenförmiger Ausschnitt aus einem grossen, kugeligen Sphärokristall, dessen abgestumpfte Spitze dem Mittelpunkt, dessen Basis der Fläche der Kugel zugewendet ist (vgl. Handb. S. 692). Es kommt dies daher, dass zwar die ersten Anlagen der Prismen in Form rundlicher, radiärstrahliger Scheibchen dicht nebeneinanderliegen, dann aber bald seitlich aufeinanderstossen und sich so gegenseitig in der weiteren Ausbildung hemmen; nur an ihren inneren Enden vermögen sie einseitig weiterzuwachsen. Von besonderer Wichtigkeit ist auch hier wieder das optische Verhalten. Nur die zuerst gebildeten äusseren Prismenenden zeigen das gewöhnliche Kreuz echter Sphärokristalle oder Sphäroscheiben. Denn nur diese ersten Anfänge konnten sich ungestört zu solchen Scheibchen entwickeln, indem sie seitlich noch nicht zusammenstiessen. Später, wenn sie bei stärkerer Kalkabscheidung seitlich in Berührung kommen, weicht der Verlauf der radiären Kalkfasern mehr und mehr von der Horizontalen ab, und sie nehmen allmählich divergierende Verlaufsrichtung an wie die Radien in der unteren Hälfte eines horizontal durchschnittenen kugeligen Sphäriten, wobei der Divergenzwinkel mit der Annäherung

an die senkrechte Achse zunehmend kleiner wird. Unter diesen Umständen sind aber die Kreuze, welche man an jedem Prismenquerschnitt in beliebigem Niveau zwischen gekreuzten Nikols hervortreten sieht, wenn der Schliff genügend dünn ist, nicht mehr die gewöhnlichen Kreuze echter Sphärokristalle (resp. Sphäroscheiben), sondern sogenannte Bertrand'sche Kreuze (vgl. Handb. S. 692).

Eine anscheinend prinzipiell von der sphäritischen abweichende Struktur zeigen die Kalkprismen bei gewissen anderen Muscheln (Pinna, Mytilus, Avicula u. a.). Hier bieten die Prismen alle Eigenschaften echter einheitlicher Kalkspatkristalle dar, indem Querschliffe dieser Säulen im konvergenten polarisierten Licht das charakteristische einfache dunkle Kreuz der optisch einachsigen Mineralien darbieten. Untersucht man einen Schliff parallel zur Oberfläche der Schale der genannten Muscheln in gewöhnlicher Weise zwischen gekreuzten Nikols, so erhält man ein Bild, welches auch, abgesehen von dem Fehlen der Sphäritenkreuze, ganz wesentlich von dem abweicht, welches ein entsprechender Schliff durch die Prismenschicht der Najaden darbietet. Was vor allem auffällt, ist die sehr verschiedene Helligkeit der einzelnen polygonalen Prismenquerschnitte, die zwischen tiefem Schwarz und voller Lichtstärke wechselt. Dreht man das Präparat um seine Achse in der Ebene des Objekttisches, so überzeugt man sich sofort, dass die grosse Mehrzahl der ganz dunkeln Felder sich aufhellt und bei einer ganzen Umdrehung in vier Stellungen im Maximum hell, bei anderen vier Stellungen aber schwarz erscheint. Es ist dies ausnahmslos dann der Fall, wenn ein Querschnitt zwischen gekreuzten Nikols überhaupt nicht ganz schwarz erscheint, sondern nur grau in verschiedenen Tönen. Von den unter diesen Umständen ganz schwarzen Feldern gibt es immer einige, wiewohl meist nur in geringer Zahl, welche in jeder Lage dunkel bleiben.

Wenn man mit G. Rose und Leydolt jedes der Pinnaprismen für ein Kristallindividuum mit konstant gelagerter Hauptachse ansehen will, und wenn man sich andererseits der Tatsache erinnert, dass bei säulig entwickelten Kalkspatprismen die optische Achse mit der kristallographischen zusammenfällt, so würde man zunächst wohl

ein anderes optisches Verhalten der senkrecht zur geometrischen Achse durchschnittenen Prismen erwarten müssen, als es sich bei Anwendung des polarisierten Lichtes wirklich findet. Bei wenigstens annähernd paralleler Durchstrahlung in der Richtung der Achse hätten die Querschnittsflächen zwischen gekreuzten Nikols bei jeder Lage des Präparates gleichmässig dunkel bleiben müssen. Dies ist aber tatsächlich nur ganz ausnahmsweise der Fall, während die weitaus grösste Mehrzahl der Felder sich wie anisotrope Kristallplatten verhalten, deren optische Achse irgendeinen Winkel mit den einfallenden Lichtstrahlen bildet, das heisst bei Drehung des Objekttisches in vier Stellungen hell und in vier anderen dunkel erscheinen. Man sieht sich daher zu dem Schluss gedrängt, dass bei Pinna und den anderen genannten Seemuscheln die innerhalb der Prismenschicht parallel nebeneinanderliegenden Säulen zwar in bezug auf ihre geometrischen Hauptachsen gleichgerichtet sind, nicht aber in bezug auf ihre optischen Achsen, welch letztere vielmehr mit jenen Winkel von wechselnder Grösse bilden. Nur selten fällt, wie in einem wirklichen Kalkspatprisma, die kristallographische Hauptachse mit der optischen Achse zusammen. Immer jedoch sind die beiden Schwingungsrichtungen, wie in einem echten Kristall, durch das ganze Prisma gleichgerichtet.

Man wird zugeben müssen, dass es von vornherein nicht eben sehr wahrscheinlich ist, dass zwischen den Elementen der sonst so einheitlichen Prismenschicht der Lamellibranchierschalen bei verschiedenen Gattungen so tiefgreifende strukturelle Unterschiede bestehen, wie es nach den mitgeteilten Erfahrungen den Anschein hat. So war denn auch Bütschli bestrebt, eine einheitliche Auffassung zu begründen. Er wies darauf hin, dass die unmittelbar sichtbare Strukturbesonderheit der Pinnaprismen darin bestehe, dass die Längsstreifung nicht, wie bei Anodonta und Margaritana, gegen die Prismenachse konvergiert, sondern derselben parallel verläuft, und dass die Querstreifen nicht bogig gekrümmt sind, sondern die Längsstreifen geradlinig unter 90° schneiden. Unter diesen Umständen könnten aber die Prismen zwischen gekreuzten Nikols kein Kreuz zeigen und würden sich wie einfache, einachsige Kristallprismen verhalten müssen. „Sie sind gewissermaassen übergegangen

in Sphärokristalle mit unendlich grossem Radius." Die Differenz zwischen den Prismen verschiedener Muscheln wäre demnach gar keine prinzipielle, sondern würde darauf beruhen, dass die unter allen Umständen sphäritisch gebauten Kalkgebilde grosse Längenunterschiede zeigen. „Je länger ein solches Prisma auswächst, desto geringer muss auch die Divergenz der Längsfaserung und die Krümmung der Querstreifung werden. Wird aber die Divergenz sehr gering, letztere also der Achse nahezu parallel, so kann ein Bertrand'sches Kreuz nicht mehr auftreten, und das Prisma muss sich verhalten wie ein gewöhnlicher Kristall" (Römer).

Wie dem nun auch sei, jedenfalls kann darüber kein Zweifel bestehen, dass die Prismenschicht der Muscheln einem Kristallisationsprozess ihre Entstehung verdankt, der sich in einem ursprünglich flüssigen Sekret gewisser Zellen des Mantelepithels abspielt, genau so wie bei der Bildung der Foraminiferenschalen. Nur erfolgt letzterenfalls die Ablagerung der Kristallnadeln schichtweise, senkrecht zur Oberfläche des Zellkörpers, bei den Muscheln aber entstehen zunächst scheibenförmige Kalksphäriten, die sich übereinanderlagern, wobei anfangs die Kalkfasern, wie auch sonst bei flachen Sphärokristallen, horizontal (tangential zur absondernden Zellfläche) verlaufen und erst später, wenn die Prismen aneinanderstossen, eine Richtungsänderung nach der Vertikalen hin erfahren. Eine genau achsenparallele Ordnung der kleinsten Teilchen (im allgemeinen senkrecht zur absondernden Zelloberfläche) findet sich nur bei den Calcitprismen mancher Seemuscheln, während die Aragonitprismen anderer und namentlich auch der Süsswassermuscheln (Najaden) typisch sphäritische Struktur besitzen. Könnte noch ein Zweifel darüber bestehen, dass der Bildung und dem Wachstum der Muschelprismen im wesentlichen ein Kristallisationsvorgang zugrunde liegt, so würde er durch die Tatsache beseitigt, dass es ohne Schwierigkeit gelingt, künstlich aus rein anorganischen Lösungen ganz analoge Bildungen zu gewinnen (vgl. Handb. S. 711).

Sehr häufig beobachtet man bei der Bildung geformter Sekrete einen ganz ausgeprägten Funktionswechsel der absondernden Zellen, der sich entweder in qualitativen oder nur strukturellen Differenzen der zu verschiedenen Zeiten gebildeten Schichten ausprägt. So sehen wir bei der Entstehung der Stacheln der Käferschnecken (Chitonen) und der Foraminiferenschalen organische und anorganische Schichten abwechseln, aber auch zahlreiche Pflanzen-

zellen liefern gute Beispiele (Bildung chemisch verschiedener Verdickungsschichten). In grossem Maassstab finden wir einen solchen Funktionswechsel sezernierender Zellen bei der Bildung eines der merkwürdigsten geformten Sekrete, der Schale (Schulpe) von Sepia, die, aus Chitin und Kalk bestehend, eine Struktur zeigt, welche in bezug auf Kompliziertheit und zugleich zweckmässiger „Konstruktion" nur noch in den Gastropodenschalen und den Wirbeltierknochen ihresgleichen findet. Die Form des „Sepiaknochens" der in einer auf der Rückenseite des Mantels befindlichen allseitig, geschlossenen und von Epithel ausgekleideten Höhle (Schalensack) entsteht, ist allgemein bekannt, nicht so der feinere Aufbau, bezüglich dessen ich auf das Handbuch S. 661 ff. verweise.

Hier soll nur hervorgehoben werden, dass die absondernde, flächenhaft ausgebreitete einschichtige Lage der Bildungszellen nicht, wie es bei der Bildung der Prismenlage der Muscheln der Fall ist, einfach ein ursprünglich flüssiges organisch-anorganisches Sekret liefert, welches dann zu einer einheitlich gebauten Masse erstarrt, in der kristallinische Kalkgebilde von sphäritischem Bau sich unmittelbar nebeinanderlegen, während eine organische Grundsubstanz lediglich trennend und umhüllend wirkt. Die sekretorischen Leistungen der einzelnen Zellen sind vielmehr räumlich und zeitlich ganz verschieden und erst ihr koordiniertes Zusammenwirken vermag jenes wunderbar zweckmässig konstruierte Produkt zu liefern, welches wir schliesslich als tote Absonderung in der Schulpe bewundern.

Aber auch das Mantelepithel der Muscheln kann mehr leisten, als die blosse Betrachtung der Prismenlage erwarten liesse; ja, es liefert uns sogar eines der interessantesten Beispiele von Funktionswechsel sezernierender Zellen in der Bildung der Perlmutterschicht. Hier handelt es sich um ein System übereinandergeschichteter, äusserst dünner Kalklamellen, deren feinerer Bau noch in manchen Punkten der Aufklärung bedarf. Betrachtet man einen dünnen Flächenschliff durch die Perlmutterschichten, so erscheint das ganze Gesichtsfeld von scharf gezackten parallelen Linien durchzogen, die einander niemals schneiden. Dieses zierliche Bild erkärt sich einfach daraus, dass die Lamellen der Perlmuttersubstanz nicht eine ebene, sondern eine gekrümmte Fläche überziehen, wozu noch kommt, dass vom Schlossrand, als dem ältesten Schalenteil der Muscheln, ausgehend, jede folgende neugebildete Lamelle merklich über die nächstvorhergehende übergreift.

Als bester Beweis dafür, dass das Aussenepithel des Mantels der Muscheln imstande ist, überall die drei Schalenschichten (Substanz des Periostrakums, Prismenschicht, Perlmutter) abzusondern, darf wohl die Perlenbildung genannt werden. Es sind dies geformte Sekrete, welche in einem vom Oberflächen- (Mantel-)epithel abgeschnürten, von diesem aber ausgekleideten Säckchen (Perlensack) entstehen (vgl. Handb. S. 720). Perlen sind, wie es schon v. Hessling ausdrückte, „in Kugelgestalt umgewandelte Schalen". Fast immer handelt es sich um geschichtete Gebilde, und zwar entspricht die Schichtenfolge oft durchaus jener der Schale, nur in umgekehrter Ordnung. In einem schematisch einfachen Falle erscheint um einen inneren „Kern" zunächst organische Periostrakumsubstanz gelagert, an diese schliesst sich eine Prismenschicht, welche aussen schliesslich von Perlmutterlagen umhüllt wird. Es finden sich aber auch Perlen, welche nur aus Perlmutter allein bestehen oder aus dieser und organischen Schichten oder aus solchen und Prismenlagen und endlich nur aus organischer Substanz. Denkt man sich eine Perle, welche alle drei Schalenschichten umfasst, so bleibt zur Erklärung ihrer Bildung nichts anderes übrig als die Annahme, dass die in einschichtiger Lage vorhandenen Bildungszellen alle drei chemisch und strukturell so grundverschiedenen Sekrete nacheinander ausgeschieden haben, also ein Funktionswechsel in drei zeitlich hintereinandergelegenen Perioden.

Das Wunderbarste, was uns die Natur an geformten Sekreten bietet, sind ohne Zweifel die Kalkschalen der Gastropoden (Schnecken), deren Schichten zwar keine qualitativen (substantiellen) Verschiedenheiten darbieten, dafür aber um so merkwürdigere strukturelle Unterschiede zeigen. Fast ohne jede organische Beimischung wird hier ein anorganisches Kristallisationsprodukt nicht nur innerhalb einer und derselben Schicht in einer Form ausgestaltet, die das Material (vor allem $CaCO_3$) sonst niemals annimmt, sondern — und das ist noch viel wunderbarer — es erscheint die gleiche Struktur in aufeinanderfolgenden Schichten in streng gesetzmässiger Weise gegeneinander annähernd rechtwinklig verwendet. So kommt es zu jener merkwürdigen Struktur eines anorganischen Kristallisationsproduktes, die, ein Wunder mechanischer Zweckmässigkeit, nur verständlich wird, wenn man eine irgendwie geartete Wechselbeziehung zwischen dem Sekret und den sezernierenden

Zellen annimmt. Eine solche Annahme ist ja auch schon bei der Bildung der Muschelschalen gar nicht zu umgehen. Wenn es auch gelingt, sozusagen Stückchen einer typischen Prismenlage künstlich aus anorganischen Kalklösungen ohne jeden Zusatz organischer Substanzen herzustellen, so ist doch damit natürlich nicht bewiesen, dass es auch gelingen könnte, nur das kleinste Stück einer fertigen, aus allen drei Schichten (Periostrakum, Prismen und Perlmutter) bestehenden Muschelschale künstlich zu erzeugen. Dazu gehören eben die besonderen Bedingungen, welche nur in der besonderen Anordnung und den besonderen Eigenschaften der lebendigen, absondernden Zellen gegeben sind. Dies darf keinen Augenblick vergessen werden.

Den besten Beweis dafür liefern die Vorgänge, welche sich bei der Regeneration von Schalenstücken abspielen. Aus dem dann gelieferten Sekret scheidet sich zwar Kalk ab, aber nicht gleich in einer der normalen Schalenstruktur entsprechenden Weise, sondern sozusagen ungeordnet, lediglich darauf hinzielend, einen gewissermaassen vorläufigen Verschluss der Wunde zu bilden, unter dessen Schutz sich dann erst später die eigentlichen „konstruktiven" Vorgänge abspielen. Solche Regenerationsvorgänge bieten das allergrösste Interesse, weil sie ganz klar zeigen, dass das zunächst gebildete Produkt sowohl bei Muscheln wie bei Schnecken Sphärokristalle sind, welche sich zu einer geschlossenen Schicht, einer Mosaik, aneinanderschliessen. Erst unter dem Schutze einer solchen sphäritisch gebauten Deckschicht entsteht (bei Schnecken) schliesslich eine innere Kalklage von normaler Struktur (Blätterschicht). Doch erfolgt deren Bildung nicht unvermittelt, sondern ganz allmählich unter langsamer Umbildung von ebenfalls sphäritisch gebauten Kalkkörpern, welche sich in geschlossener Schicht und regelmässiger Anordnung unterhalb der primären Sphäritenlage und mit dieser in Zusammenhang ablagern. Ich glaube durch solche Regenerationsversuche (vgl. Handb. S. 766 ff.) den weiteren Nachweis erbracht zu haben, dass (bei Helix) die charakteristischen Blätterschichten aus faserigen Kalkgebilden hervorgehen, deren sphäritische Natur trotz der eigenartigen besonderen Ausgestaltung durch ihr optisches Verhalten unzweifelhaft gemacht wird, wenn man sie auch vielleicht in völlig entwickeltem Zustand nicht mehr als typische Sphäriten wird bezeichnen wollen. Bei Helix lassen sich in den eine Bruchöffnung der Schale überdeckenden neugebildeten Kalkschichten alle möglichen Übergänge zwischen wohlaus-

gebildeten runden resp. polygonalen Sphäriten mit radiärer Faserung und jenen an den Rändern verzweigten, parallelfaserigen und ineinandergefalzten Kalkplättchen der innersten Schicht nachweisen, welche das typische Bauelement aller Gastropodenschalen bilden. Es kann also meines Erachtens gar kein Zweifel bestehen, dass auch bei der Bildung dieser letzteren Kalkosphäriten die entscheidende Rolle spielen. Man muss sich nur vergegenwärtigen, dass solche nicht immer und unter allen Umständen als kugelige oder flachscheibenförmige, radiärstrahlige Körper abgeschieden werden, sondern mit der Tatsache rechnen, dass gerade hier eine ganz ausserordentliche, durch die Umstände, unter welchen sich der Kristallisationsvorgang abspielt, bedingte Formenmannigfaltigkeit besteht. Es ist ja auch sonst bekannt, wie selten in der Natur wohlausgebildete, ganz regelmässige Kristallindividuen vorkommen. Sphäriten können sich gegenseitig polygonal abplatten, sie können sich als flache Scheiben säulenartig übereinanderschichten, dabei kann, wie viele Muschelprismen zeigen, die Richtung der Fasern sukzessive aus der horizontalen in fast vertikale übergehen und schliesslich (wie bei Pinnaprismen nach Bütschli) die Eigenschaften einheitlicher (homogener) Kristallkörper entstehen.

Welch wunderliche Verzerrungen solche Sphäriten unter Umständen erleiden, davon liefern die Regenerate der Helixschalen die merkwürdigsten Beispiele, und so dürfte es kaum allzu gewagt sein, wenn man auch die ineinandergefalzten Platten der normalen Gastropodenschalen als sphäritische Bildungen deutet. Für ihre Entstehung sind aber offenbar ganz besondere Bedingungen erforderlich, wie sie sich eben nur in dem schmalen Spaltraum zwischen dem sogenannten Periostrakum und dem absondernden Epithel des Mantels finden. Ich glaube daher nicht zu viel zu behaupten, wenn ich sage, dass das Strukturproblem der kalkigen Molluskenschalen im wesentlichen ein kristallographisches (mineralogisches) ist. Ich halte es nicht für unmöglich und stütze mich dabei auf freilich nur ganz rohe Versuche, wie Prismenbildungen, so auch solche künstlich zu erzeugen, die in ihrer Struktur den Schneckenschalen gleichen. Bietet uns doch auch die Natur in den rudimentären Schälchen der Nacktschnecken (Limaciden, Arion) eine ganze Stufenleiter der Entwicklung solcher geformter Sekrete dar, von den regellos zusammengehäuften,

aber immerhin schon als „blätterig“ zu bezeichnenden Kristalldrusen bei Limax agrestis bis zu dem ein porzellanartiges, kegelförmiges Gebilde darstellenden Schälchen von Limax marginatus, welches, konzentrisch und radiär gestreift, durch massiges An- und Übereinanderlagern von Kalkplättchen entstanden ist, von denen jedes aus parallelen, dicht zusammenliegenden kristallinischen Fasern gebildet ist. Wir vermissen hier nur die so überaus regelmässige Gruppierung der Plättchen, wie sie die äusseren Schalen der Gastropoden in so erstaunlicher Mannigfaltigkeit bieten. Der leitende Faden ist hier die Übereinanderlagerung (Schichtung) nach annähernd rechten Winkeln, und eben dies weist mit Entschiedenheit auf die Mitwirkung eines organischen Bildungsfaktors hin, auf einen morphogenetischen Funktionswechsel der absondernden Zellen, der als richtungsgebend hier allein in Frage kommen kann.

Ein einziger Blick auf ein gut gelungenes Schliffpräparat durch eine Schneckenschale genügt, um zu zeigen, dass es sich hier nicht, wie man es allenfalls noch von der Prismenschicht der Muscheln sagen könnte, um ein Produkt eines dem Einfluss des lebendigen Organismus entzogenen, sozusagen zufälligen Kristallisationsprozesses handeln kann, sondern um ein Ergebnis der Wechselwirkung zwischen lebendigen Zellen und den mechanischen Kräften der Aussenwelt. Sehen wir vorläufig von allen Einzelheiten der Struktur ab und richten wir unsere Aufmerksamkeit nur auf die Tatsache der regelmässigen gekreuzten Schichtenfolge, so ist ohne weiteres klar, dass die jeweilige Lage der Plättchen in einer Einzelschicht schon bei deren allererster Anlage in irgendeiner Weise bestimmt und vorgebildet sein muss. Bei dem fast gänzlichen Mangel an organischer Substanz kann natürlich gar nicht daran gedacht werden, dass eine solche etwa den Grundplan vorzeichnet, worauf dann erst sekundär die Verkalkung erfolgte. Es bleibt also, soviel ich sehe, gar nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass der gestaltende Einfluss der sezernierenden lebendigen Zellen des Mantelepithels sich im wesentlichen auf die Schaffung von Kristallisationszentren in Form von „Keimen“ beschränkt, deren molekularer Bau ein gesetzmässiges Wachstum in gewisser Richtung verbürgt, indem sich neue Teilchen in streng gesetzmässiger Weise an die vorhandenen angliedern. Da nun die Struktur der Gastropodenschalen eine durchweg sphäritische ist und gerade bei Sphäriten die räumlichen Verhältnisse der Umgebung ihre schliessliche Form ent-

scheidend mitbedingen, so würde das Zustandekommen eines Systems plattenförmiger Kalkkörper, die mit verzweigten Enden ineinandergreifen, in aufeinanderfolgenden Schichten aber sich rechtwinklig überkreuzen, verständlich erscheinen, wenn man annehmen dürfte, dass schon die allerersten Anlagen des festen Absonderungsproduktes in unmittelbarer Berührung mit den Zellen eine entsprechende Richtung (bzw. molekulare Anordnung) erhalten. Natürlich muss man dann auch annehmen, dass bei der periodischen Bildung der einzelnen Blätterschichten der Schale ein Funktionswechsel der absondernden Zellen eintritt in dem Sinne, dass die Keime in zueinander um einen rechten Winkel verwendeter Lage abgeschieden werden. Eine ausreichende Erklärung für dieses Verhalten zu geben, ist freilich zurzeit, wie bei unzähligen anderen biologischen Phänomenen, ganz unmöglich. Aufschluss darüber würde vielleicht die Entwicklungsgeschichte dickerer Gastropodenschalen geben können, doch fehlt es noch völlig an diesbezüglichen Untersuchungen. Eine sehr bemerkenswerte hierhergehörige Tatsache ist aber dadurch gegeben, dass auch schon bei gewissen freilebenden Protistenzellen (Coccolithophoridae) die als Gehäuse abgeschiedener Kalkplättchen in benachbarten Schichten rechtwinklig gekreuzt liegen, ein Verhalten, welches sich kaum anders als durch direkte Beeinflussung seitens der Zellen bei der ersten Ablagerung deuten lassen dürfte.

Wenn wir nun sehen, dass ganz dasselbe Grundprinzip der Struktur auch bei rein organischen geformten Sekreten sich wiederholt, wenn wir Zellulosemembranen, Chitinhäute und Bindegewebsbildungen in ganz gleicher Weise gebaut finden, wobei immer die Erreichung möglichster Festigkeit das Ziel ist, so erhebt sich naturgemäss die Frage, ob nicht auch in diesen Fällen ein ähnlicher Bildungsmodus, sozusagen eine Art von „Kristallisation", in dem Sinne vorausgesetzt werden kann, dass sich kleinste Teilchen in einer durch die molekularen Anziehungskräfte bedingten regelmässigen Weise aneinanderlagern und so zu eindimensional gestreckten, fibrillären Gebilden sich ausgestalten, deren Vorhandensein eine gleichsinnige Anlagerung neuer Teilchen bedingt.

Man muss sich nur der Tatsache erinnern, dass gewisse Polysaccharide, wie Stärke, Zellulose, Inulin, ganz ebenso wie kohlensaurer Kalk Sphäriten zu bilden vermögen, also in dieser Beziehung durchaus dem letzteren vergleichbar sind. Vom Chitin ist solches freilich

nicht bekannt, dagegen erscheint es vielleicht nicht zu gewagt, bei der Bildung der kollagenen Fibrillen des Bindegewebes etwas Ähnliches vorauszusetzen. Auf alle Fälle weisen die optischen Eigenschaften aller der genannten fibrillären Zellprodukte mit Entschiedenheit darauf hin, dass es sich um Gebilde handelt, in welche kleinste doppeltbrechende Teilchen in regelmässiger Weise aneinandergereiht sind, ganz ähnlich wie in einer kristallinischen Kalkfaser. Ich glaube, man muss auf diese Übereinstimmung der optischen Eigenschaften das grösste Gewicht legen, denn sie weist unzweifelhaft auch auf eine solche der Bildungsweise hin. Bezüglich der Entstehung der Doppelbrechung in den Gewebselementen von Pflanzen und Tieren sind bisher zwei Hypothesen aufgestellt worden: die Spannungshypothese und die der kristallinischen Struktur. Die erstere hat ihre hervorragendsten Vertreter in D. Brewster und V. v. Ebner gefunden. Nach dieser Lehre ist die Doppelbrechung in den betreffenden organischen Gebilden eine sekundäre Folge daselbst herrschender Spannungszustände, Zustände der Dehnung oder solche des Druckes. Die andere Hypothese erklärt die Doppelbrechung in den Gewebselementen durch die Annahme, dass diese eine kristallinische Struktur besitzen. Ehrenberg (Monatsber. d. Berliner Akademie d. Wiss., Februar 1849, S. 60) hat sie wohl als der erste zur Erklärung der Doppelbrechung der Stärkekörner aufgestellt. Er sagt: „Den Erscheinungen zufolge würde ich geneigt sein, mir das Amylum in den Stärkemehlkörnern und die doppeltlichtbrechende Substanz in den Pflanzenschuppen als in einem sehr fein kristallinischen Zustand geordnet zu denken, etwa so wie bei Erbsensteinen, Perlen die Kalknadeln konzentrisch geordnet sind.“ Es war dieselbe Hypothese, die später die Grundlage für Brücke's Darstellung von der Zusammensetzung der doppeltbrechenden Fibrillen der quergestreiften Muskelfasern aus Elementarteilchen mit Kristallcharakter bildete, welche er, der Ausdrucksweise von Erasmus Bartholinus folgend, auch im Muskel als „Disdiaklasten“ bezeichnete. Ich habe im Handbuch ausführlich die Gründe erörtert, welche, wie mir scheint, dafür maassgebend sind, eine solche mikrokristallinische Struktur in den doppeltbrechenden organischen Gebilden anzunehmen. Es kann nicht Zufall sein, dass alle organischen, in typischer Weise skelettbildenden faserigen Elemente die gleichen optischen Eigenschaften haben wie

kristallinische Kalkfasern, und es ist auch höchst unwahrscheinlich, dass die physikalischen Ursachen derselben hier prinzipiell andere sind wie dort. Gleichwohl vermag die Kristallisationshypothese für die Erklärung der Struktur faserig geformter Sekrete nur dann etwas zu leisten, wenn ein die ersten Anlagen richtender Einfluss der absondernden Zellen angenommen werden darf. Wie man sich einen solchen denken soll, ist schwer einzusehen, wenn man, wie es ja gewöhnlich zu geschehen pflegt, sich vorstellt, dass das „Sekret" als Flüssigkeit (Lösung) ganz gleichmässig an der freien Oberfläche der Zellschicht, dieselbe gewissermaassen überflutend, abgesondert wird. So sehen wir denn auch in allen Fällen, wo dies nachweislich geschieht, entweder eine strukturlose dünne organische Haut entstehen, die im günstigsten Falle einen Abdruck der polygonalen Zellmosaik darstellt, wie es namentlich bei Chitinbildungen ausserordentlich häufig der Fall ist und auch für das Periostrakum der Molluskenschalen gilt, oder es bildet sich aus einer Kalklösung ein unregelmässiges flächenhaftes Aggregat von Sphäriten, die sich, wie bei den Muscheln, günstigstenfalls zu einer regelmässigen Prismenschicht zusammenschliessen. Jede Ausbesserung einer Lücke in einer Molluskenschale zeigt als primäres Verschlussstück ausnahmslos eine so gebaute Kalkschicht, unter deren Schutz sich dann erst später die typisch regelmässige Struktur entwickelt. Es ist ausserordentlich bemerkenswert, dass sowohl bei Mollusken wie Arthropoden die äusserste (zuerst abgesonderte) Lage strukturlos, wenn auch vielfach. der Zellmosaik entsprechend, gefeldert erscheint; auch bei Pflanzenzellen unterscheidet sich oft die primäre Zellwand strukturell von den „Verdickungsschichten". Die absondernde Zelloberfläche schafft sich also zunächst, wenn man so will, einen schützenden und in gewissem Sinn fixierenden Überzug, und dann erst beginnt eine „gerichtete" Absonderung.

Wie dies im einzelnen geschieht, darüber wissen wir leider zurzeit noch sehr wenig, doch scheint manches darauf hinzuweisen, dass dem Prinzip lokaler Absonderung oder Beeinflussung seitens der Bildungszellen dabei eine grosse Bedeutung zukommt. Denken wir uns ein polygonales Epithel, dessen Elemente nur den Kanten oder Seitenflächen entsprechend ein erstarrendes Sekret ablagern, so muss selbstverständlich eine wabenartige Bildung entstehen, deren Wände prismatische Hohlräume umschliessen, wie es bei dem Chorion mancher Insekteneier in so charakteristischer Weise der Fall ist. Während

die sogenannten Leisten, welche die polygonale Felderung des Chorions verursachen, nur durch stärkere Sekretion von Chitin an den Zellgrenzen entstehen, werden flächenhafte oder fadenartige Gebilde erzeugt, wenn die Sekretion der cuticularen Substanz nur an den Seitenflächen, also zwischen den einzelnen Zellen stattfindet. Wenn nun an der Oberfläche einer aus gleichseitig oder ungleichseitig polygonalen (sechsseitigen) prismatischen Elementen bestehenden Zellage eine Kantensekretion in der Weise stattfindet, dass zwar anfangs jede einzelne Zelle an ihrer ganzen freien Oberfläche ein gleichartiges (homogenes oder wie Bütschli behauptet, wabig strukturiertes) Chitin absondert, wobei die Zellflächen in dem Sekret nur als linear umgrenzte Feldchen sozusagen im Abdruck angedeutet sind, dann aber je zwei einander gegenüberliegende parallele Seiten (Kanten) des Sechsecks in anderer Weise zu fungieren anfangen, indem sie der Kantenrichtung entsprechend Chitinfasern (Fibrillen) absondern, so ist damit die Möglichkeit einer parallel faserigen Struktur ohne weiteres gegeben. Indem dabei in der Folge die Flächensekretion so gut wie ganz unterdrückt wird, an den parallelen Kantenpaaren aber immer neue Fibrillen „auskristallisieren" und an die schon vorhandenen sich gleichgerichtet anlagern, entsteht schliesslich eine parallel faserige flächenhafte Struktur (Balkenlage), in der die ursprünglich hexagonalen Feldchen zu länglich-ovalen bis spaltförmigen Figuren verzogen erscheinen. Kapzov, ein Schüler Bütschli's, hat diese merkwürdige Bildungsgeschichte einer „Balken-" (Faser-)Lage an Serien von Flächenschnitten durch den sich entwickelnden Chitinpanzer von Lacanus cervus festgestellt und damit ein ausserordentlich interessantes Beispiel „anomogener" Beschaffenheit des Zellplasmas kennen gelehrt. Es ist ihm aber auch gelungen, die Bildung der nächstfolgenden Balkenschicht, deren Elemente die früheren unter einem Winkel von etwa 60° schneiden, zu ermitteln. Erreicht man mit den Schnitten die Grenzzone zwischen den beiden ersten Balken-(Faser-)Schichten, so bemerkt man, dass die Balken sich wieder auflösen, indem sie schmaler werden, wogegen die Spalten zwischen ihnen sich in spindelförmige oder ovale Lücken erweitern; wir finden im allgemeinen von neuem den früheren Charakter eines Netzes mit hexagonalen Maschen. Noch etwas tiefer findet man, dass nun die anderen Seiten der hexagonalen Lücken der Grenzzone sich (faserig) verdicken, wodurch von neuem Balken

entstehen, die aber in einer die früheren kreuzenden Richtung verlaufen. Wenn schon aus der Untersuchung der Übergangsschicht zwischen Aussenlage und erster Balken- (Faser-) schicht sich ergab, dass die einzelnen Kanten der Zelloberfläche hinsichtlich ihrer sekretorischen Fähigkeit keineswegs als gleichwertig gelten können, so geht aus den zuletzt erwähnten Befunden die noch viel überraschendere Tatsache hervor, dass bei der Produktion der einzelnen aufeinanderfolgenden Balkenlagen ein ganz gesetzmässiger rhythmischer Funktionswechsel je zwei zusammengehöriger paralleler Kanten stattfindet, deren Richtung sich kreuzt. Da an der Bildung eines Balken-(Faser-)Bündels immer gleichzeitig je zwei aneinandergrenzende Kanten benachbarter Zellen beteiligt sind, und da der Vorgang in der ganzen Flächenmosaik überall gleichmässig erfolgt, so kann man hier wohl berechtigterweise von einer koordinierten Absonderung sprechen.

Es hat den Anschein, dass das Chitin in den absondernden Zellen in Form von Tröpfchen oder Vakuolen auftritt, welche, an die Oberfläche tretend, zunächst eine gleichmässige weiche Schicht bilden, in der dann erst die weiteren Differenzierungen auftreten. Wenn sich nun dabei durch regelmässige Aneinanderreihung doppeltbrechender kleinster kristallinischer Teilchen (Mizellen) parallel gerichtete Fasersysteme bilden, so wird man einen solchen Vorgang mit gleichem Recht als eine Art von „Kristallisation" bezeichnen dürfen, wie wenn das gleiche in einer Lösung von $CaCO_3$ geschieht. Die „flüssigen Kristalle" Lehmann's und der Nachweis, dass zahlreiche kolloidale organische Substanzen (Eiweisskörper, Stärke, Inulin usw.) kristallisieren können, haben ja längst gezeigt, dass der Begriff „Kristallisation" im wesentlichen nur durch eine gesetzmässige Anordnung der kleinsten Teilchen bestimmt ist, ganz unabhängig davon, ob es sich um einen von ebenen Flächen begrenzten, festen Körper, einen kugeligen Flüssigkeitstropfen oder ein faserartiges Gebilde handelt. Es steht, rein physikalisch betrachtet, nichts im Wege, auch eine Zellulose- oder Chitinfaser als kristallinisch gebaut zu bezeichnen, sofern sie nur durch ihre optischen Eigenschaften eine solche gesetzmässige Anordnung der kleinsten Teilchen erkennen lässt. Diese Begriffsbestimmung ist aber deswegen von besonderer Bedeutung, weil dann auch das „Wachsen"

solcher Gebilde, ihre eindimensionale Ausdehnung, ohne weiteres verständlich wird. „Soll ein Kristall entstehen, so muss sich zuerst ein Keim bilden, oder es muss ein solcher zugefügt werden. Ein Keim stellt eine Mehrheit von gleichgerichteten Molekülen (Mizellen) dar. Er ist ausgezeichnet vor der Umgebung durch grössere, durch Summierung entstandene, anziehende Kräfte — Kristallisationskräfte — und durch im Verhältnis zur Masse kleinere Oberfläche, das heisst geringere Grenzflächenenergie“ (Link). Solche Keime bilden sich bei Übersättigung einer Lösung durch Verdunsten des Lösungsmittels oder durch Temperaturänderung oder durch Zusatz anderer Stoffe oder durch Zusammentreffen mehrerer verschiedener Lösungen.

„Ist in einer übersättigten Lösung ein Keim vorhanden, dann wirkt er auf die umgebende Lösung zunächst adsorbierend, umgibt sich mit einer Schicht stark übersättigter Lösung, und fernerhin richtet er alle ihn umgebenden gleichartigen Moleküle wie ein Magnet die ihn umgebenden Magnetnadeln. Vermag die anziehende Kraft die Reibung an dem umgebenden Fluidum uud die Schwerkraft zu überwinden, dann setzt sich das Molekül nach dem Keim hin in Bewegung. Wenn es den Kristallkern erreicht hat, vergrössert es ihn durch parallele Anlagerung, der Kristall wächst durch Apposition“ (Link).

Noch vor kurzem hätte man wohl eine Hypothese, die auch die Entstehung der kollagenen Fibrillen des Bindegewebes auf ähnliche Vorgänge bezieht, für unannehmbar gehalten. Seit aber Stübel gezeigt hat, dass auch die Fibrinbildung letzten Endes auf einem ganz unzweifelhaften Kristallisationsprozess beruht, nehme ich keinen Anstand, für die Entstehung der Bindegewebsfibrillen ein ähnliches Geschehen für wahrscheinlich zu halten. Immer wieder muss hier die ganz erstaunliche Ähnlichkeit der Struktur gewisser Bindegewebsbildungen mit solchen hervorgehoben werden, die aus Kalk-, Zellulose- oder Chitinfasern bestehen. Wenngleich zugegeben werden muss, dass die Akten über die Entstehung der kollagenen Fibrillen noch keineswegs geschlossen sind, so darf man es doch auf Grund der bisher vorliegenden Untersuchungen für höchst wahrscheinlich halten, dass dieselben ausserhalb der Zellen, zunächst allerdings dicht an der Oberfläche derselben, in einem ursprünglich homogenen kolloidalen Sekret entstehen, durch einen Vorgang, der, wie mir scheint, die grösste Ähnlichkeit mit der Ausscheidung der Fibrinfäden aus dem Plasma bei der Blutgerinnung

besitzt. Wir verdanken Hansen ausserordentlich interessante Beobachtungen über die „Absonderung“ von Kollagen in Form von Fibrillen seitens der Knorpelzellen. Sie zeigen meiner Ansicht nach ganz klar, dass es sich auch hier nicht um eine Umwandlung von Protoplasma in fibrilläre Substanz, sondern um einen typischen Sekretionsprozess handelt. Im einfachsten Falle scheidet die Knorpelzelle (besonders beim embryonalen Hyalinknorpel) „an ihrer ganzen Oberfläche oder einem grösseren Teil derselben eine basophile chondromukoide Grundsubstanz aus, welche total maskiertes Kollagen enthält. Dieses findet sich, wenigstens zum grössten Teil, anfangs (dicht an der Zelloberfläche) in Form von äusserst feinen Fibrillen, die mehr oder weniger konzentrisch mit der ungefähren Begrenzung der Zelle oder Zellgruppen laufen“. Hansen hält es für höchst wahrscheinlich, dass ein Teil des Kollagens in der Knorpelgrundsubstanz in mehr amorpher Form auftritt und erst später sich in Fibrillen differenziert. Ein zweiter eigentümlicher Modus der Kollagenbildung im Knorpel ist nach demselben Beobachter dadurch charakterisiert, dass ziemlich starre, gewöhnlich kurze, relativ dicke, gerade oder schwach gekrümmte, in der Regel zugespitzte Fibrillen gebildet werden. Dieser Modus ist ausserordentlich verbreitet und lässt sich besonders schön im Kehlkopf und Trachealknorpel grösserer Säugetiere beobachten. Die „kurzen, starren Fibrillen“ werden zum grössten Teil „gleich als solche durch eine Art von Auskristallisation angelegt in vielerlei verschiedener Anordnung, vereinzelt, mehrere oder wenige zusammen unmittelbar an der Oberfläche der Zellen, einen grösseren oder kleineren Teil derselben bedeckend, oft wie einen kollagenen Fibrillenmantel um sie bildend. Die Anordnung dieser Fibrillen ist verschieden, regelmässig, oft aber mehr divergierend oder ganz filzartig unregelmässig. Sie liegen fast immer in einer mehr oder weniger reichlichen Menge basophiler „hyaliner“ Grundsubstanz. Sehr häufig ist ihre Bildung durch eine gewisse Periodizität charakterisiert, indem Schichten von kollagenen Fibrillen und solche hyaliner Grundsubstanz abwechselnd von einer und derselben Zelle abgeschieden werden. Ja auch im Innern des Zellkörpers, in echten geschlossenen Vakuolen, können kollagene Fibrillen entstehen, oft mit hyaliner basophiler Grundsubstanz vermischt. Später bersten diese Vakuolen an der Oberfläche, während der Inhalt langsam ausgestossen wird.

Diese Ergebnisse, zu denen Hansen gelangt, sprechen, wie man zugeben wird, ganz ausserordentlich für die hier vertretene Auffassung; und so vieles daran noch weiterer Prüfung bedarf, das eine dürfte wohl mit Sicherheit daraus hervorgehen, dass kollagene Fibrillen durch einen typischen Sekretionsvorgang, und zwar durch eine Art von Kristallisationsprozess, aus der kolloidalen Lösung erzeugt werden können. Wenn dem aber so ist, so steht offenbar nichts im Wege anzunehmen, dass in gleicher Weise solche Fibrillen auch innerhalb der Grundsubstanz (autochthon) sich bilden können, wenn nur die Zellen die erforderliche kollagene Lösung liefern und wenn sich diese in der Zwischensubstanz zu verbreiten vermag. Auch hierfür führt Hansen direkte Beobachtungen an. „Auch anscheinend ganz unabhängig und entfernt von den Zellen entstehen die genannten starren Fibrillen in der Grundsubstanz. So zum Beispiel die sogenannten ‚Asbestfibrillen', welche von den echten dünnen Knorpelfibrillen nicht scharf getrennt werden dürfen, und andere, die oft gerade zuerst in grösseren, gleich von Anfang an zellfreien Strecken hyaliner Grundsubstanz auftreten. Hier wird man über die Ähnlichkeit mit einer Auskristallisation von feinen spitzen Kristallnadeln oft betroffen" (Hansen).

So scheint mir also nichts im Wege zu stehen, das „Wachstum" zellenloser Bindegewebsschichten, die von ihren Bildungszellen bereits durch andere, später entstandene Lagen getrennt sind (wie es z. B. nach v. Ebner bei den Chordascheiden der Fische der Fall ist), auf eine beständige Durchtränkung derselben mit „kollagener Lösung", die von den Zellen geliefert wird, zu beziehen, ohne dass man gezwungen wäre, eine selbständige Vermehrung der fertigen Fibrillen anzunehmen, wie es v. Ebner getan hat. Die Entstehung der Fibrillen denkt sich v. Ebner allerdings ganz anders, obwohl er sie auch als Differenzierungen „aus einer zunächst nicht fibrillären kolloidalen Masse", die ein Sekret der Bildungszellen darstellt, betrachtet. Gestützt auf gewisse Versuche an Eiweiss-, Gummi- und Leimfäden, die er unter orientiertem Zug in Alkohol zum Erstarren brachte, und die daher fibrilläre Struktur annahmen, ist er geneigt, auch bei der Bildung des fibrillären Bindegewebes „orientiertem Zug und Druckwirkungen" eine wesentliche Rolle zuzuschreiben. Speziell die Chordascheiden der Fische liefern, wie er sagt, „ein interessantes Beispiel eines funktionell gezüchteten Ausscheidungsproduktes der Bindegewebszellen, dessen vielgestaltete Formen nicht von der plasti-

schen Tätigkeit der Bildungszellen, sondern von den mechanischen Bedingungen abhängen, unter welchen es der Aufgabe, Verschiebungen der Gewebe durch Elastizitätswirkungen wieder auszugleichen, am besten genügt". Es kann meiner Ansicht nach gar nicht die Rede davon sein, die gekreuztfaserigen Kutikularbildungen der Arthropoden und Tunicaten oder gar die gekreuzten Blätterlagen der Gastropodenschalen in so einfacher Weise mechanisch zu deuten, und doch wird man nicht zweifeln dürfen, dass allen diesen im Material so verschiedenen, in der Struktur aber so auffallend ähnlichen Bildungen ein gemeinsames Prinzip der Entstehung zugrunde liegt. Aber selbst der grobmechanischen Erklärung eines verhältnismässig so einfachen Falles, wie ihn die zellenlosen Bindegewebsschichten der Chordascheiden darstellen, stellen sich bei näherer Betrachtung die grössten Schwierigkeiten entgegen.

Es bleibt daher kaum etwas anderes übrig als anzunehmen, dass auch die Bildungszellen des Bindegewebes an der Fibrillenanordnung insofern aktiv beteiligt sind, als sie, wie es bei den chitinogenen Zellen ziemlich sicher nachgewiesen ist, durch lokale Absonderung jeweils bestimmt gerichtete Fibrillenkeime liefern, deren Lagerung das weitere Wachstum der Einzelfibrille, wie auch die Angliederung neu entstehender Elemente in ähnlicher Weise bedingt, wie bei der Entstehung anderer gekreuztstreifiger, geformter Sekrete. Es ist damit natürlich nicht gesagt, dass dies nur durch Kantensekretion gegeneinander polygonal abgeplatteter Bildungszellen möglich wäre, wie bei dem Chitinpanzer der Lamellicornier, sondern es erscheint ebensogut denkbar, dass innerhalb einer Lage rundlicher Zellelemente durch regelmässig abwechselnde sekretorische Tätigkeit gekreuzter Flächenstücke ein gleiches Resultat erzielt wird. Solches Geschehen würde dann, wie beim geschichteten zellenhaltigen Bindegewebe, zu einer entsprechenden gekreuzten Lagerung der Zellkörper führen müssen, die sich in ihrer Form naturgemäss der Richtung der tangierenden Fibrillen anpassen, das heisst ihnen parallel strecken müssen. Wie also bei jenen Chitinbildungen die polygonalen Zellabdrücke sich zu spindelförmigen Spalten umformen, so wird es hier zur Bildung gleichgeformter Zellen kommen. Das Sekret (die Fibrillen) wäre es also, welches die endgültige Form und Lage der Zellen bestimmt, nicht umgekehrt. Ich verkenne keineswegs, dass es sich hier noch um eine unbewiesene Hypothese handelt; aber ohne eine solche, die

zum mindesten heuristischen Wert besitzt, lässt sich auf diesen noch so dunkeln Pfaden der Histogenese nicht weiterkommen, und wenn irgendwo, müssen hier Analogieschlüsse gestattet sein. Ein einziger wirklich klar erwiesener Fall wirft meines Erachtens Licht auf alle ähnlichen Sekretstrukturen.

5. Das Formproblem geformter Sekrete.

Sehen wir uns schon bei dem Zustandekommen der so überaus merkwürdigen Struktur schichtenweise abgelagerter geformter Sekrete vor Probleme gestellt, welche ohne die Annahme eines aktiven Eingreifens lebendiger Zellen nicht gelöst werden können, wenn auch in letzter Linie Kräfte, die im gelieferten, zunächst flüssigen oder doch weichen Sekret wirksam werden, rein physikalisch die Lagerung der kleinsten Teilchen nach Art eines Kristallisationsprozesses im wesentlichen zu bedingen scheinen, so sehen wir doch die spezifische Lebenstätigkeit absondernder Zellen in noch ungleich höherem Grade in allen den Fällen beteiligt, wo es zur Ausprägung ganz bestimmter Formen eines festen bzw. festwerdenden Sekretes kommt, wofür uns die Natur eine geradezu unerschöpfliche Fülle von Beispielen liefert. Als leitendes Prinzip darf man, wie ich glaube, hier die aktive Formveränderung der Einzelzelle und ferner die Art der Zusammenlagerung einer Mehrheit von solchen bezeichnen. Ersterenfalls braucht man nicht immer an eine Änderung der Gesamtform zu denken, sondern es kann auch eine irgendwie bedingte veränderte Anordnung der eigentlich lebendigen Substanz im Innern einer Zelle, wie beispielsweise durch Vakuolenbildung, Aufnahme von Fremdkörpern u. a. als formgebendes Prinzip eine wesentliche Rolle spielen.

Bekannt und berühmt durch die Formenmannigfaltigkeit der „Gehäuse“ oder Schalen sind in erster Linie pflanzliche und tierische Protisten (Diatomeen, Foraminiferen und Radiolarien), und wir verdanken namentlich den grundlegenden Untersuchungen Rhumbler's ausserordentlich wichtige Aufschlüsse über die mechanischen Bauprinzipien. Ich sehe hier ganz ab von jenen Fällen, wo verschiedenartiges fremdes Material zum „Bau“ der Gehäuse verwendet wird, und erwähne nur die Fälle, wo die als Baustoffe verwendeten festen Teilchen als geformte Sekrete im Innern der Zelle entstehen und dann durch rein physikalische Vorgänge an der Oberfläche sich zur Schale zusammenschliessen

(Testaceen, vgl. Handb. S. 460 ff.). Das vitale Geschehen beschränkt sich hier auf die Sekretion der „Bausteinchen"; sind diese erst einmal im Plasma entstanden, so ist das weitere „Bauen" ein rein physikalischer Akt, und es ist Rhumbler gelungen, künstlich an der Oberfläche von Flüssigkeitstropfen gehäuseähnliche Bildungen zu erzielen, deren Schönheit und Kompliziertheit selbst von den natürlichen Testaceenschalen kaum erreicht wird. Ob es sich um autochthon entstandene oder von aussen (als Fremdkörper) aufgenommene Bausteinchen handelt, immer werden dieselben durch Strömungen im Plasma (resp. in Flüssigkeitstropfen) an die Oberfläche getrieben und vereinigen sich hier durch Kapillaratraktion. Der bleibende Zusammenhalt wird aber ersterenfalls durch eine erstarrende Kittmasse vermittelt, welche mit dem festen Baumaterial gleichartig und aus gleichen Gründen an die Oberfläche tritt.

Wenn es schon überraschen muss, wie absolut vollkommen die Übereinstimmung des Gefüges der natürlichen Gehäuse von Testaceen und sandschaligen Foraminiferen einerseits und der künstlichen Tropfengehäusen andererseits ist, so ist es doch noch viel erstaunlicher, dass es gelingt, auch die sehr mannigfaltigen Formen der Schalen künstlich nachzuahmen. Rhumbler konnte dadurch, dass er Hg-Tropfen in Chromsäurelösungen von passender Konzentration brachte, alle Schalenformen, die innerhalb der Familie der Rhabdamminiden und Ammodisciden überhaupt vorkommen, mit vollkommener Treue künstlich nachahmen (vgl. Handb. S. 468). So wie bei den monothalamen Foraminiferen sowohl die Art der Wandbildung wie die Form der Schalen sich in überraschend einfacher Weise auf Flüssigkeitsmechanik zurückführen lässt, so spielen, wie Rhumbler zeigte, dieselben mechanischen Gesetze auch bei der Bildung der Schalen der polythalamen Formen die wesentlichste Rolle. Ursprünglich, im frühesten Jugendstadium, sind alle später vielkammerigen Formen monothalam. Die weitere Kammerbildung geschieht nun in ganz übereinstimmender Weise, der jugendliche Weichkörper (Plasma) tritt mit einem gewissen Anteil aus einer Öffnung der erstgebildeten Kammer hervor, sobald er in entsprechender Weise ausgewachsen ist und scheidet dann an der Oberfläche der vorgeflossenen Plasmamasse eine neue Schalenwand ab, die später durch Durchstossen eine neue Mündung erhält. So ist der Zusammenhang zwischen der Embryonalkammer und der neuen Kammer hergestellt. In gleicher Weise gliedern sich nun

auch die weiteren Kammern an. Indes fliesst die vordere Plasmapartie aus der Mündung hervor und legt sich dabei, wie jede andere Flüssigkeit von geeigneter Adhäsion tun müsste, der Wand der früheren Endkammer an, indem sie sich im übrigen mehr oder weniger abrundet, was gleichfalls jede Flüssigkeit unter der Wirkung der Oberflächenspannung tun würde.

Wenn man die umfangreichen Arbeiten Rhumbler's über Schalenbildung bei Foraminiferen studiert, so wird man immer wieder aufs neue überrascht durch die Einfachheit, mit der sich die so komplizierten und mannigfachen Gestaltungen jener Gehäuse auf die Gesetze der Flüssigkeitsmechanik zurückführen lassen.

Es sind lediglich die Gesetze der Oberflächenspannung und der Kapillarität, auf welche sich die Rhumbler'sche Theorie und seine sämtlichen Versuche stützen, und man wird zugeben müssen, dass gerade die grosse Einfachheit jener mechanischen Analysen ihre grosse Überzeugungskraft bedingt und uns berechtigt, sie für den wahren Ausdruck des physikalischen Geschehens bei dem Aufbau jener Protistengehäuse zu halten. Selbstverständlich handelt es sich bei allen Versuchen künstlicher Nachbildung der Foraminiferenschalen lediglich um physikalische Analogien, wie ja auch die mikroskopischen Ölseifenschäume von Bütschli nur in physikalischer, nicht aber in chemischer Hinsicht lebendigem Plasma vergleichbar sind, und wenn auch voll und ganz anerkannt werden muss, dass mit den Versuchen und Betrachtungen von Rhumbler ein grosser und wichtiger Schritt zu einem wirklichen kausalen Verständnis der Bildung und der Form der Foraminiferenschalen getan ist, so steht doch andererseits das grosse Rätsel der anomogenen vererbbaren chemischen Struktur der lebendigen Substanzen noch immer ungelöst vor uns. Immer bleibt, um mit Roux zu sprechen, das die Gestalt einer Zelle und natürlich auch die Form und sonstige Beschaffenheit der von ihr erzeugten Produkte Beherrschende die Individualität der Zelle. So ist auch im vorliegenden Falle nicht die einfache physikalische Tatsache der Oberflächenspannung homogener Flüssigkeiten an sich imstande, die Formenmannigfaltigkeit der Foraminiferenschalen zu erklären, sondern wir sehen uns ausserdem zu der Annahme einer individuell verschiedenen **anomogenen** Spannung der Zelloberflächen gezwungen, die wir zurzeit auf ihre eigentlichen Ursachen nicht zurückzuführen imstande sind. Man darf diese natur-

gemässe, in der uns unbekannten chemischen Konstitution der lebendigen Substanzen begründete Beschränkung unseres derzeitigen Wissens nie aus dem Auge verlieren, wenn es sich darum handelt, eine physiologische Tatsache wirklich zu erklären, das heisst auf Physik und Chemie zurückzuführen. Die Physiologie hat heute vielleicht mehr wie je Veranlassung, bescheiden zu sein, indem das Endziel aller physiologischen Forschung, dem man vor nicht allzu langer Zeit schon recht nahe zu sein glaubte, in immer weitere Fernen rückt, je tieferen Einblick wir in das Getriebe der lebendigen Substanzen gewinnen. Gerade deshalb aber ist auch jeder wirkliche Fortschritt, jeder gelungene Versuch, eine Lebenserscheinung wenigstens nach irgendeiner Seite hin befriedigend zu „erklären", mit um so grösserer Freude zu begrüssen. Ich glaube, dass die im vorstehenden mitgeteilten Tatsachen wohl genügen dürften, um die Behauptung zu rechtfertigen, dass die Arbeiten Bütschli's über Schaumstrukturen und im Anschluss an dieselben Rhumbler's Untersuchungen über Foraminiferengehäuse wirklich solche Fortschritte physiologischer Erkenntnis bedeuten.

Gerade die Entstehung der Foraminiferengehäuse zeigt auf das deutlichste, dass die Form der absondernden Plasmamasse die Form der Schale bestimmt, gewissermaassen modelliert, und der grosse Fortschritt, den Rhumbler's Untersuchungen bedeuten, liegt gerade darin, dass er die physikalische Notwendigkeit einer jeweils ganz bestimmten, spezifischen Gestaltung des aus einer Kammer vorfliessenden Protoplasmas infolge der Berührung mit den fertigen Wänden der nächst vorhergehenden älteren Kammer nachwies. Von der Struktur des diesem nach bestimmten physikalischen Gesetzen geformten Plasmamodell äusserlich aufgelagerten festgewordenen Sekretes, welches zum Teil aus organischer, zum grössten Teil aber aus anorganischer Substanz ($CaCO_3$) besteht, war schon früher die Rede. Ganz unabhängig vom Material handelt es sich, soweit nur die Form in Betracht kommt, bei allen Membranbildungen (Zellhaut, Zellhülle) um das gleiche Geschehen, eine im allgemeinen allseitig gleichartige und gleichstarke Absonderung, wie dies auch bei Pflanzenzellen so ausserordentlich häufig vorkommt. Aber schon hier stossen wir auf mannigfache Differenzen der sekretorischen Tätigkeit der Oberfläche des betreffenden Plasmakörpers, die bei der meist rhythmisch sich wiederholenden Absonderung von „Verdickungsschichten" zur Entstehung von Porenkanälen (Tüpfeln),

Querleisten (Treppengefässe), Spiralbändern (Spiralgefässe) oder Netzmaschen (Netzgefässe) in grosser Mannigfaltigkeit Anlass gibt. Es erfolgt dann nach Bildung einer den ganzen Zellkörper gleichmässig umhüllenden primären Membran die weitere Absonderung in bestimmt angeordneten Bezirken stärker, es entstehen lokale Verdickungen nach innen hin, die sich dann aber auch schon immer an der Oberfläche des betreffenden Plasmakörpers durch sichtbare Strukturdifferenzen als vorgebildet erweisen, also auch hier eine Modellierung (Formung) des Sekretes durch entsprechende Gestaltungen in der absondernden lebendigen Substanz. Von solchen Fällen ist nur ein Schritt zur Entstehung streng lokaler, einseitiger Verdickungen, wie sie uns in den sogenannten Cuticularbildungen bei so vielen Pflanzen- und Tierzellen entgegentreten, die oft eine so enorme Entwicklung erfahren, dass ihre Dicke den Durchmesser der sezernierenden Zellen um das Vielfache übertreffen. Bieten schon die Oberhautzellen vieler Pflanzen hierfür interessante Beispiele, bei welchen das gebildete, nach aussen abschliessende Produkt nicht nur formal und strukturell von der übrigen Zellmembran abweicht, sondern meist auch eine verschiedene chemische Beschaffenheit zeigt, so liefern doch gerade chitinogene Zellen dafür die interessantesten Beispiele. Dabei kann der Anteil von Sekret (resp. Sekretschichten), welchen die einzelne Epidermis- (Epithel-) Zelle liefert, von dem der Nachbarzellen deutlich gesondert sein, oder es kommt zu völliger Verschmelzung und zur Bildung gleichmässiger Schichtenfolgen als gemeinsames Produkt der sezernierenden Zellagen (vgl. Handb. S. 816ff.). Eine anomogene Beschaffenheit des Plasmas der Zellen muss also unter allen Umständen angenommen werden. Zur Annahme einer anomogenen Oberflächenspannung bei Foraminiferen wurde Rhumbler auch durch die Tatsache geführt, dassh omologe Randwinkel beim Überfliessen einer älteren Kammerwand durch neu hervortretende Plasmamassen jeweils nur von der gleichen Plasmapartie erzeugt werden. Je grösser die Kohäsion (Zähigkeit) einer Flüssigkeit ist, desto grösser ist ihr Randwinkel zu einer bestimmten Wandart. Aber nicht nur die Konstanz homologer Randwinkel findet in der Anomogenität der Oberflächenspannung eine befriedigende Erklärung, sondern auch die so wechselnden Formen der einzelnen Kammern bei verschiedenen Spezies der Foraminiferen, die mannigfachen, aber in jedem einzelnen Falle spezifischen Abweichungen von der Kugelgestalt, welche eine Flüssigkeit von homogener

Beschaffenheit und allerorts gleicher Spannung in einem nachgiebigen Medium unter allen Umständen annehmen müsste, werden unter derselben Voraussetzung ohne weiteres verständlich. „Die lebenden Zelloberflächen sind nicht denkbar klein wie die Grenzflächen eines gleichmässig strukturierten Schaumes, sondern sie sind nur so klein, als sie unter den gegebenen örtlich verschiedenen Bedingungen sein können“ (Rhumbler). So kann, wenn an einer Stelle der Oberfläche der nach innen gerichtete Zug stärker ist, als an einer anderen, dort eine Delle, an anderer Stelle dagegen eine Ausbauchung entstehen usw. Immer jedoch ist die durch physikalisch bedingte Eigentümlichkeiten des Plasmakörpers gegebene Form auch für die Form des Sekretes, welches ihn in fester Form zu umhüllen bestimmt ist, ausschlaggebend.

Freilich sind wir bisher nur in den wenigsten Fällen in der Lage, die Form der absondernden Zelle als eine physikalisch bedingte Folge des Wachstums zu erkennen. So liefern die Schuppen der Schmetterlingsflügel das vielleicht merkwürdigste Beispiel einer Formgebung durch gesetzmässig auswachsende Zellen, wobei die chitinabsondernden Bildungselemente die Form der Schüppchen zunächst in allen Einzelheiten modellieren, so dass diese schliesslich richtige Abgüsse jener Zellen darstellen, und zwar nicht nur hinsichtlich der Gesamtform, sondern auch in bezug auf die feinste Skulptur derselben in Form von Längs- und Querleisten, worin mit diesen geformten Sekreten nur noch Diatomeenschalen wetteifern können. Der lebende Anteil der Schuppenbildungszellen geht schliesslich ganz zugrunde, und es bleibt nur das tote Sekretionsprodukt übrig.

Oft ist der Vergleich gemacht worden zwischen dem lebenden Protoplasten einer Pflanzenzelle innerhalb seiner Zellhülle (Membran) oder dem Foraminiferenkörper in seiner Schale und dem Weichkörper einer Schnecke oder Muschel in ihrem Kalkgehäuse. In beiden Fällen besteht zwischen den absondernden Zellen und dem geformten Sekret als schützender Hülle kein fester Zusammenhang in dem Sinne, dass ein bestimmter Bezirk der sezernierenden Oberfläche dauernd mit einem entsprechenden Flächenanteil des Sekretes verbunden bleiben müsste; das kann der Fall sein; ist aber keineswegs die Regel. Meist besteht, wenn das Sekret einen gewissen Grad der Ausbildung erreicht hat, keinerlei Zusammenhang mehr, es wird in manchen Fällen sozusagen abgeschoben (Molluskenschalen) und wandert an

der absondernden Zellenfläche weiter oder kommt bei Einzelzellen (Pflanzen) schon infolge von Strömungsvorgängen des Plasmas mit immer neuen Teilen der lebendigen Substanz in Berührung. Beides schliesst natürlich nicht aus, dass noch weitere Anlagerungen erfolgen, doch zeigen diese dann oft eine abweichende Struktur und sonstige Beschaffenheit, wie es in den sekundären und tertiären Verdickungsschichten von Pflanzenzellen und in den so ganz verschieden geformten Prismen- und Perlmutterlagen der Muschelschalen so deutlich zum Ausdruck kommt.

Schon einer oberflächlichen Betrachtung drängt sich der Vergleich zwischen den Formen der „Schalen“ (Gehäuse) der einzelligen Foraminiferen und jenen der Schnecken auf, ja man könnte auch an gewisse aus Fremdkörpern aufgebaute „Gehäuse“ der ersteren und solche erinnern, die manche Insektenlarven (Phryganiden) „bauen“. Die Ähnlichkeit der Form ist oft verblüffend, und doch darf man nicht vergessen, dass bezüglich der Art der Entstehung solcher übereinstimmender Formen keinerlei direkte Analogien bestehen. Bei der Bildung einer Foraminiferenschale handelt es sich um die räumliche Gruppierung von anomogenen Plasmapartien eines Zellkörpers, die ihrer Konstitution nach verschieden sind und daher auch in verschiedener Weise an der Formgebung beteiligt sind, bei einer gleich oder ähnlich geformten Schneckenschale aber um das koordinierte Zusammenwirken einer ungeheuren Zahl sezernierender Zellen, deren räumliche Anordnung (im Mantel) von vornherein gegeben ist und an und für sich mit Notwendigkeit die Gestalt des geformten Sekretes zur Folge hat. Es ist eine auf ganz anderem Gebiet liegende Frage, wie diese besondere Art der Zellgruppierung, das heisst die Form des Mantels, zustande gekommen ist.

Es könnte scheinen, dass, wenn eine Zelle oder ein vielzelliger Organismus einmal ein geformtes, also festes Sekret als Hülle abgeschieden hat, jede weitere Veränderung der Form und namentlich auch der äusseren Oberfläche damit ausgeschlossen sein müsste. Dem ist aber in Wirklichkeit nicht so. In zahlreichen Fällen sehen wir nicht nur ausgiebige Formänderungen auch dann noch eintreten, sondern es entstehen auch an der Aussenfläche der ursprünglich glatten Hülle die mannigfaltigsten Skulpturen in Form von Höckern, Stacheln und Fortsätzen der verschiedensten Art. Es gibt nicht nur eine zentripetale Wandverdickung durch Anlagerung neuer Sekretschichten von innen her, sondern auch eine zentrifugale Ver-

dickung durch Auflagerung an der Aussenseite. Wenn eine membranumhüllte Pflanzenzelle sich mehr und mehr streckt oder gar sternförmig verzweigt, so lässt sich dies bis zu einem gewissen Grade durch Dehnung der anfangs noch elastischen Membran erklären; dies geht aber schon dann nicht mehr an, wenn sich **örtlich** Ausstülpungen bilden, und erst recht nicht, wenn es sich um Skulpturen an der Oberfläche handelt oder gar um die oft ganz riesig entwickelten stachelförmigen oder sonstwie gestalteten Auswüchse der Kalkschalen von Mollusken.

Es sind verschiedene Wege denkbar, wie an der Oberfläche einer einmal gebildeten Zellhülle Hervorragungen als Skulptur entstehen könnten. Da ein auf Intussuszeption beruhendes Wachstum junger Zellmembranen, die noch mit lebendem Plasma in Wechselwirkung stehen, nicht nur der Fläche nach, sondern auch in der Dicke als sicher nachgewiesen gelten darf, und da solches Wachstum sich vielfach ganz lokal äussert, so scheint es immerhin möglich, dass lokale Verdickungen nach aussen hin in solcher Weise entstehen könnten. Für die Ausgestaltung von Stacheln, Höckern usw. an pflanzlichen Haargebilden vertritt auch Correns diese Ansicht. „Es sei", sagt er, „gar nicht zu verstehen, warum sie nicht bei stärkerer lokaler Ernährung vom Plasma her, das der auswachsenden Stelle anliegt, durch molekulares Intussuszeptionswachstum zustande kommen können. Etwas anderes wäre es freilich, wenn wir zum Beispiel scharf umschriebene Höcker auf Lamellen auftreten sehen würden, die, ‚aus dem Kontakt' mit dem Plasma gerückt, weiterwachsen." Wenn nun ein solches Intussuszeptionswachstum auch vielleicht für die Erklärung des Zustandekommens kleiner rundlicher Höcker an der Aussenfläche dünnwandiger Haarzellen für ausreichend gelten könnte, so erscheint es doch, wie Strassburger bemerkt, kaum genügend für die spezifischen Oberflächenskulpturen, wie man sie an so vielen Pollenkörnern beobachtet. „Es liesse sich zwar annehmen, dass die leblosen Substanzteilchen den Weg durch die bereits stark verdickte, aus verschiedenen Schichten bestehende Exine einschlagen, um bis in die Stachelanlagen zu gelangen und zu ihrem Grössenwachstum beizutragen, doch wie sollte ein solcher Vorgang es veranlassen können, dass an dem einen Pollen spitze Stacheln von charakteristischer Gestalt und Grösse, an dem anderen kegelförmige Gebilde, an noch anderen kunstvolle Kämme und Leisten von spezifischer Ausbildung entstehen? Man müsste denn zu bestimmten, an Kristallisations-

vorgänge anschliessenden Prozessen seine Zuflucht nehmen.“ Ich halte auch so etwas nicht für undenkbar, zumal es an entsprechenden Beispielen bei geformten Sekreten, auch intrazellulärer Entstehung, nicht fehlt. Immerhin wird man Strassburger beipflichten können, wenn er mehr geneigt ist, „eine direkte formative Beteiligung des lebenden Cytoplasmas an dem Gestaltungsvorgang“ anzunehmen. Hier eröffnen sich zwei weitere Möglichkeiten: es wäre denkbar, ja es kommt wirklich vor, dass lebendes Plasma als solches durch Öffnungen (Poren) der Zellhülle nach aussen an die Oberfläche tritt und nun hier seine spezifisch sekretorische Tätigkeit fortsetzt, oder aber, es könnten umgebende membranlose Zellen dieses Geschäft besorgen (Tapetenzellen). Was das erstere angeht, so liefern uns namentlich Foraminiferen und Diatomeen, sowie Peridineen eine Fülle der merkwürdigsten Beispiele, die sämtlich zeigen, dass „extrakapuläres“ Plasma die mannigfachen und oft so überaus auffallenden Skulpturen und Fortsätze aufbaut (vgl. Handb. S. 484 ff. und S. 405). Untersucht man bei Peridineen die Sporenbildung oder Zellteilung, so konstatiert man leicht, dass immer zunächst eine zarte Grundmembran gebildet wird, auf welcher die Leisten und sonstigen Skulpturen erst später allmählich „als anfangs ganz feine Wälle“ emporwachsen. Der ganze Wachstumsvorgang vollzieht sich demnach von Anfang an örtlich getrennt vom Cytoplasma. Schütt ist geneigt, die erste dünne vom Plasma sezernierte Membranschicht noch als „einen mit besonderer Differenzierung ausgestatteten Teil des Protoplasmas“ anzusehen. Das Häutchen ist dann zwar widerstandsfähiger gegen chemische Reagenzien, gibt aber noch nicht die charakteristischen Zellulose-Reaktionen. Aber auch wenn dies längst der Fall ist, wächst die Membran und bildet an der Aussenseite jene regelmässigen Skulpturen, deren gewaltiger Umfang es wohl ausgeschlossen erscheinen lässt, dass an ihrer Bildung das Innenplasma irgendwie beteiligt ist. Betrachtet man zum Beispiel die Verhältnisse bei Ornithocereus splendidus, wo die Höhe der äusserst dünnen Flügelleiste grösser ist als der Durchmesser der Gesamtzelle, so kann, „da sich die Peripherie der Leiste fortwährend vergrössert, das Wachstum nicht etwa durch interkalares Nachschieben von der Grundmembran her stattfinden, sondern an der Peripherie selbst muss, auch wenn dieselbe schon um die hundertfache Membrandicke von dem Plasmakörper entfernt ist, noch Substanzanlagerung statt-

finden. Zu glauben, dass diese durch Intussuszeption von dem so weit entfernten Plasma bewirkt wird, heisst diesem eine geradezu mystische Formwirkung zuschreiben" (Schütt). Dazu kommt noch das reiche Netzgeäder der Flügelleisten, dessen nachträgliche Entstehung völlig unbegreiflich bleibt, wenn man nicht ein Appositionswachstum annehmen darf. Die Möglichkeit zu einer solchen Annahme ist nun durch den von Schütt gelieferten Nachweis extramembranösen Plasmas für die Peridineen gegeben. Ganz Entsprechendes gilt für die Aussenskulpturen der verkieselten Diatomeenzelle und der kalkigen Foraminiferenschalen.

In nicht wenigen Fällen werden solche „zentrifugale" Wandverdickungen nicht durch Plasma der betreffenden Zelle selbst erzeugt, welches durch Öffnungen der primären Zellmembran austritt und die Oberfläche überfliesst, sondern es werden die Aussenskulpturen durch Sekretion seitens benachbarter umgebender Zellen (Tapetenzellen), oder wohl auch durch ein Syncytium von solchen (dem „Plasmodium") geliefert. Solche Vorgänge kennt man, abgesehen von Pollenkörnern, hauptsächlich von Sporenmembranen mancher Kryptogamen und von der Chorionbildung bei Insekteneiern. Ersterenfalls handelt es sich um eine aus der Fusion zahlreicher kleiner Zellen infolge Auflösung ihrer Wände hervorgehende Plasmamasse, die die Sporenmutterzellen zunächst umhüllt, dann zwischen sie eindringt und alle weiteren Wachstumsvorgänge beherrscht (vgl. Handb. S. 398 ff.). Bekanntlich entstehen die Eier der Insekten in röhrenförmigen Ovarien (Eierstocksröhren), deren Innenfläche von einem zylindrischen Epithel ausgekleidet ist, welches daher jede Eianlage unmittelbar umschliesst. Diese Zellen gewinnen nach und nach eine besondere Bedeutung für die Entstehung der Eihüllen und zeigen sich daher an dem untersten Abschnitt der Eiröhren zu bedeutender Grösse entwickelt. Dass das Chorion ein kutikulares Sekretionsprodukt dieser Epithelzellen ist, hat schon Leydig festgestellt, der die Chorionbildung mit der Entstehung des Hautpanzers der Arthropoden vergleicht. Aus neuerer Zeit verdanken wir namentlich Korschelt hierüber sehr eingehende Untersuchungen, die den vollgültigen Beweis geliefert haben, dass selbst die kompliziertesten Oberflächenskulpturen der Insekteneier auf eine blosse kutikulare Sekretion der Eifachepithelien zurückzuführen sind. Während die sogenannten Leisten, welche die polygonale Felderung des Chorions bedingen, nur durch stärkere Sekretion von

Chitin an den Zellgrenzen entstehen, können die höheren Aufsätze des Chorions allein durch Gestaltveränderungen der Zellen hervorgebracht werden (vgl. Handb. S. 900ff.). Die Zellen bilden zu dem Zwecke je nach der Form der betreffenden Gebilde verschiedenartig gestaltete Fortsätze, an deren Peripherie die Ausscheidung der kutikularen Substanz erfolgt. Durch Fortsätze der Epithelzellen nehmen auch die Porenkanäle ihren Ursprung, die das Chorion oft in grosser Menge durchsetzen. Diese Fortsätze sind sehr fein, sie bringen an der Oberfläche des Epithels eine fransenartige Beschaffenheit hervor. Die zarten Zellfortsätze ragen in die Masse des in der Bildung begriffenen Chorions hinein und wenn dieses später erhärtet, muss natürlich da, wo sich ein Fortsatz befindet, ein von diesem erfüllter Hohlraum in der Masse des Chorions entstehen. Indem die Fortsätze dann von der Zelle eingezogen werden, sind da, wo vordem die Fortsätze lagen, nunmehr die Porenkanälchen vorhanden. Ganz analog entstehen auch die Porenkanäle des Crustaceenpanzers. Die Sekretion der kutikularen Substanz findet, wie schon gesagt, nicht immer nur an freien Oberflächen der Epithelzellen, sondern zuweilen auch an ihren Seitenflächen, also zwischen den einzelnen Zellen statt, und es werden auf diese Weise flächenhafte oder fadenartige Gebilde erzeugt, die mit dem sich bildenden Chorion in Verbindung stehen.

Was Pollenkörner, Sporen und Insekteneier an Oberflächen-Skulpturen im kleinen Maasstabe zeigen, das tritt uns bei Mollusken und namentlich Schneckenschalen in Gestalt der mannigfachsten Leisten-, Höcker- und Stachelbildungen im grossen entgegen, und gerade sie waren es, die eine der grössten Schwierigkeiten zu bilden schienen, welche sich der rückhaltlosen Anerkennung der Sekretionstheorie entgegenstellten, da sie mit ihr anscheinend unvereinbar sind. Dass hier von einem selbständigen intussuszeptionellen, lokalen Wachstum der ursprünglich glatten skulpturlosen Kalkschale nicht die Rede sein kann, ist selbstverständlich, wenn es auch nicht an solchen Erklärungsversuchen gefehlt hat. Es liegt der Gedanke nahe, auch für die Entstehung solcher oft sehr massiger Skulpturen eine in gewissem Sinne ähnliche Bildungsweise anzunehmen, wie bei jenen Einzelzellen, derart, dass etwa die schalenbildende Epithelfläche des Mantels wenigstens zeitweise mit der äusseren Schalenfläche in direkte Berührung

kommt. Wie die Farbenmuster bei den Schnecken sich wohl in allen Fällen auf dem Mantel vorgebildet finden, so sind sicher auch vielfach die niedrigen einfachen Skulpturen (Längs- und Querwülste, Rippen usw.) der Schalenoberfläche auf dem Mantel ihrer Form nach vorgebildet. Nicht in gleicher Weise lässt sich jedoch die Entstehung und das Wachsen der den Schalendurchmesser oft weit übertreffenden Stacheln und Dornen erklären. Hier sind es nun nachgewiesenermaassen fingerförmige Fortsätze des Mantelrandes, welche jene Vorragungen bilden, und zwar jeweils in bestimmten Wachstumsperioden. Schlagen die Lappen des Mantels über die ganze Schale zusammen, so kann diese völlig mit einer porzellanartigen Kalkschicht überzogen werden, wie bei Cypraea. Bisweilen scheinen auch noch andere Teile als der Mantel Schalensubstanz abzulagern. So bemerkt Steinmann, dass bei Argonauta die Schale nur im embryonalen Stadium vom Mantel allein abgesondert wird; später lagern die verbreiterten Rückenarme eine „Aussenschicht" auf die „Mantelschicht" ab. Die seitlichen Ohren der Kapuze von Nantilus sollen in ähnlicher Weise zur Schalenbildung beitragen, indem sie die Nabelverdickung absetzen.

Stempell hat seinerzeit den Begriff „Sekretionskomplex" geprägt, freilich im Hinblick auf Bildungen, die hierzu kaum berechtigen (Muschelschalen). Dass aber in der Tat solche Sekretionskomplexe, das heisst eine Mehrheit von Zellen, die koordiniert zusammenwirken, bei der Bildung gewisser geformter Sekrete eine ausserordentlich wichtige Rolle spielen, ist leicht zu erweisen, ja es gehören solche Fälle zu den allerinteressantesten, denn sie zeigen besser als alle anderen die Abhängigkeit der Form von der Lebenstätigkeit der Bildungszellen und deren kompliziertem Zusammenwirken.

Ein Objekt, welches uns die Entstehung eines kompliziert geformten Sekretes Schritt für Schritt übersehen lässt und zugleich die Mitwirkung ganz bestimmter Zellgruppen (Sekretionskomplexe) als formgebendes Element klar beweist, liefert uns die Radula (Reibplatte) der Schneckenzunge. Bekanntlich liegt der grösste Teil der Radula in einem Sacke (vergleichbar der schalenbildenden Mantelfalte der Mollusken) verborgen, dessen Form und Dimensionen sehr wechseln und in dessen Grunde ihr Bildungsherd sich befindet.

Die Innenwand der Radulatasche wird allseitig von einem einschichtigen Zylinderepithel ausgekleidet, dessen Elemente an der Ober- und Unterseite wesentlich verschieden gestaltet sind. Zwischen beiden Schichten liegt in einem meist ganz schmalen Spaltraume die Radula, deren Bildung mit der Abscheidung einer dünnen kutikularen Platte (Basalmembran) beginnt. Hinten im Taschengrunde (vgl. Handb. S. 889 Fig. 223) erfolgt dann die Absonderung neuer Substanz durch die „Odontoblasten", welche zu einem scharf differenzierten Polster vereinigt liegen. Nach Rössler beteiligen sich bei Pulmonaten und **Opisthobranchiern** an der Bildung eines Zahnes vier resp. fünf Zellen, während das unter jedem Zahn liegende Stück der Basalmembran von einer einzigen Zelle abgeschieden wird. An dem weiteren Ausbau der Zähne nehmen dann nach Rössler auch die über der Radula gelegenen dorsalen Zellen der Tasche teil. Sie sind zu Gruppen vereinigt, welche die Zähne der Radula allseitig umfassen und sämtliche Zwischenräume ausfüllen. Sie sollen ein wasserhelles Sekret liefern, welches die Zahnplatten in dünner Schicht überzieht und schliesslich zu einer Art Glasur erstarrt. Der genannte Forscher ist der Ansicht, dass alle Zähnchen einer Längsreihe von derselben Gruppe von Odontoblasten gebildet werden, während andere Beobachter die Meinung vertreten, dass dies nicht der Fall ist und die „verbrauchten "Zahnpolster gemeinsam mit den Zähnen nach vorn rücken, wobei sie sich allmählich in die niedrigen Zellen des basalen Taschenepithels umwandeln. Bei Buliminusarten (auch Helix) gelangte neuerdings Beck zu der Überzeugung, dass die Zahl der Zellen, welche je einen Zahn bilden, viel grösser ist als fünf, nämlich fünfzehn, die zusammen einen charakteristischen „Sekretionskomplex" bilden (vgl. Handb. S. 891).

Von der formbildenden (modellierenden) Tätigkeit solcher Zellgemeinschaften mit koordinierter sekretorischer Funktion gewinnen wir aber erst dann eine genügende Vorstellung, wenn wir die Bildung der in der Hauptsache aus $CaCO_3$ bestehenden Skelettelemente der Kalkschwämme und Echinodermen betrachten. Bei den ersteren bestehen dieselben im einfachsten Falle aus stab- oder nadelförmigen Gebilden (Stabnadeln, Dreistrahler, Vierstrahler), die nur Spuren organischer Substanz enthalten und vor allem durch ihr merkwürdiges optisches Verhalten auffallen. Wir verdanken hierüber namentlich v. Ebner ausgezeichnete Unter-

suchungen. Er vermutete anfangs, dass ihnen „eine organische Grundlage zukommen müsse, welche trotz der massenhaften Beimischung von $CaCO_3$ das Bestimmende für den Aufbau der Nadeln (nach Art der Kutikularbildung) sein würde. Es schien das Wahrscheinlichste, dass alle Nadeln geschichtet seien, und dass die Richtung senkrecht auf die Schichtung überall gleichwertig sei, etwa in der Weise, dass der beigemischte kristallinische Kalkspat in zahllosen kleinen Prismen, welche radiär zur morphologischen Achse der Nadeln gestellt sind, abgelagert werden". Die Vermutung bestätigte sich jedoch nicht, sondern es stellte sich durch die optische Untersuchung heraus, dass sich die Kalknadeln (Vier- wie Dreihstrahler und Stabnadeln) wie einheitliche Kristalle verhalten (vgl. Handb. S. 562 ff.), dass jede derselben ein Individuum eines einzigen Kalkspatkristalles darstellt, „das man sich künstlich aus einem Stück Doppelspat herausgeschnitten denken könnte". „Die Nadeln der Kalkschwämme sind hauptsächlich aus Kalkspat bestehende, keine organische Substanz enthaltende Individuen von Mischkristallen, deren äussere Form — ohne Begrenzung durch wahre Kristallflächen — von der spezifischen Tätigkeit eines lebenden Organismus bedingt ist, und deren innere Struktur, obwohl vollständig kristallinisch, durch eine eigentümliche Verteilung der Gemengteile mit der äusseren Form in Beziehung steht" (v. Ebner). Wenn schon die Prismenschicht der Muscheln und erst recht die Blätterschichten der Gastropodenschalen Beispiele liefern, wie Sphaeriten bzw. Aggregate von solchen unter den besonderen Bedingungen, unter welchen sie im gegebenen Falle entstehen, ganz besondere Formen annehmen, so dass zum Beispiel bei Pinna und anderen Seemuscheln prismatische Säulen zustande kommen, welche eine vollkommen einheitliche homogen kristallinische Struktur zeigen, sich gewissermaassen wie besonders gestaltete und in ihrer Achsenrichtung verschieden gelagerte Kristallindividuen von $CaCO_3$ verhalten, so tritt uns ein gleiches, nur noch viel auffälligeres Beispiel in den „Nadeln" der Calcispongien entgegen; auch sie zeigen alle Eigenschaften einheitlicher Kalkkristalle, nur weicht ihre Form noch mehr von der normalen (mineralogischen) ab. Der seinerzeit von Haeckel geprägte Ausdruck „Biokristalle" (Biokristallisation) erscheint hier durchaus am Platze, denn wir sehen hier typische Kristallisations-

prozesse in einer so unmittelbaren Abhängigkeit von lebenden Zellen ablaufen, dass vorläufig kaum Aussicht besteht, die besondere Form künstlich nachzuahmen, wie es noch einigermaassen bei den Muschelprismen (wenigstens den typisch sphaeritischen) möglich ist. Freilich sind Versuche in dieser Richtung noch gar nicht gemacht worden, und Rhumblers bewundernswerte Ergebnisse bei Foraminiferen fordern zu solchen geradezu heraus.

Jeder Versuch, die äussere Formgestaltung der Kalkspikula der Calcispongien mechanisch zu erklären, hat naturgemäss auch die vielfach gleichgestalteten Bestandteile der Kieselskelette der Kieselschwämme und Radiolarien zu berücksichtigen. Diese zeigen aber überhaupt keine kristallinische Struktur, sondern bestehen aus amorpher Kieselerde. Gerade dieser Umstand hat nun dazu verleitet, eine Theorie aufzustellen, welche auf den ersten Blick ausserordentlich ansprechend erscheint, sich aber bei näherem Zusehen doch als unhaltbar erweist. Nachdem bereits F. E. Schulze die Kugelmorphologie zur Erklärung der aus Drei- und Vierstrahlern bestehenden Spongienskelette herangezogen hatte, versuchte Dreyer diesen Gedanken noch weiter zu verallgemeinern und namentlich auch die Kieselskelette der Radiolarien so zu deuten. Für ihn ist die Gestaltung der Drei- und Vierstrahler einfach eine physikalische Notwendigkeit. Denn wenn überhaupt Skelettelemente in den Interstitien kugeliger Räume (resp. Körper) entstehen, so müssen sie auch notwendig jene Formen annehmen: „Ebenso wie bei den Geisselkammern der Spongien, so ist auch bei den Zellen, den Vakuolen und den Plasmawaben diejenige Stellung der Skelettelemente die beste, bei der in der von Schulze charakterisierten Weise immer je vier blasige Elemente zusammenstehen, und für die Stütze der hierdurch gebildeten Zwischenwände ist der Vierstrahler die zweckmässigste und daher auch durch die Selektion gezüchtete Form“ (Dreyer).

Es mag zugegeben sein, dass eine solche Erklärung der Form der Spikula für manche Fälle der Radiolarienskelette denkbar, vielleicht sogar wahrscheinlich ist. Keinesfalls aber lässt sie sich verallgemeinern, denn für die Drei- und Vierstrahler der Spongien steht es fest, dass sich diese Gebilde nicht inter- sondern intrazellular entwickeln, so dass höchstens für die allerste Anlage der „Keime“ jene Auffassung zutreffend sein könnte, wenn man mit einer Schaumstruktur (Wabenstruktur) des Plasmas rechnet. Aber auch

dann vollzieht sich das weitere Wachstum jener geformten Sekrete völlig anders. Für die Kieselnadeln der Kieselschwämme, wie sie auch sonst geformt sein mögen, steht es fest, dass ihre erste Anlage stets im Innern eines Plasmakörpers, meist in der Nähe des Kernes, erfolgt. Selbst wenn einfache „Stabnadeln" schon sehr gross geworden sind, findet man sie immer von einer dünnen Schicht Plasma des entsprechend ausgedehnten einkernigen „Silicoblasten" umhüllt. Erreichen solche Gebilde, wie es nicht selten der Fall ist, geradezu riesenhafte Dimensionen, so finden wir wohl auch mehrere und bisweilen zahlreiche Zellen an dem weiteren Ausbau derselben beteiligt; aber auch sonst sehen wir, wie gerade bei den Kalkschwämmen „Sekretionskomplexe", das heisst eine gewisse Zahl von Zellen, beim „Aufbau" solcher Gebilde tätig sind.

Was zunächst die monaxonen Kalkspikula betrifft, so wird jedes derselben durch das Zusammenarbeiten von zwei Bildungszellen erzeugt. Nach Minchin wird bei Leukosolenia complicata die Kalknadel als ein heller Raum (Vakuole) von entsprechender Form angelegt (vgl. Handb. S. 593), in dessen Innerem erst später, ähnlich wie bei der Bildung der Foraminiferenkammern, Kalk auskristallisiert. Dieser Vorgang beginnt zuerst an dem späteren freien (distalen) Ende der Nadel. Das weitere Längenwachstum erfolgt dann ganz wesentlich durch Vermittlung der unteren, tiefer im Parenchym liegenden Zelle, die Minchin daher als „founder" (Bildner) bezeichnet. Man erkennt dann deutlich im Inneren derselben die Fortsetzung (den jüngsten Teil) der Nadel als hellen Raum. Während nun die beiden Bildungszellen immer weiter auseinanderrücken, vollendet die obere hauptsächlich das Dickenwachstum der Nadel und wurde daher von Minchin als „thickener" (Verdicker) bezeichnet. Das Einwärtswandern des „Bildners" erreicht seine Grenze, wenn es bis an das Entoderm (Kragenzellen) vorgedrungen ist, da aber seine Bildungstätigkeit dann noch nicht erlischt, so wächst naturgemäss die Nadel nach aussen und wird in gleichem Maasse durch die sekretorische Tätigkeit der distalen (oberen) Bildungszelle verdickt. Ist das Längenwachstum beendet, so verlässt der „Bildner" die Nadel, und auch der „Verdicker" verschwindet, nachdem er an das untere Ende der Nadel gewandert ist und dasselbe entsprechend abgerundet hat. Höchst interessant sind die Beobachtungen Minchin's und Woodland's über die Bildung der Dreistrahler resp. des basalen

Tripodiums der Vierstrahler, indem sich herausstellte, dass diese Spikulaformen zusammengesetzte Gebilde sind (vgl. Handb. S. 595). Ihre Strahlen entstehen aus je einer Zelle (Actinoblasten) und setzen sich erst nachträglich zu einem Dreistrahler zusammen. Die Mutterzellen (Actinoblasten) erscheinen als sehr leicht erkennbare, den Dermalzellen ähnliche, rundliche und mit dunklen Granulis dicht erfüllte Plasmakörper, die zum Teil vereinzelt, meist aber zu dreien (einem „Trio") gruppiert gefunden werden. Mitunter erscheinen die drei Zellen noch durch erhebliche Zwischenräume voneinander getrennt, so dass es den Anschein hat, dass sie aufeinander zuwandern, um sich dann unter Abplattung der Berührungsflächen aneinander zu lagern. Durch Teilung jeder der drei Zellen entsteht sehr bald eine Gruppe von sechs Zellen (Sextett), von denen je drei in verschiedenen Ebenen gelegen sind. Ganz wie bei der Bildung der Stabnadeln bleiben nun die geteilten Zellen zunächst miteinander verschmolzen und erzeugen paarweise je einen Strahl des künftigen Dreistrahlers. Ob die erste Anlage wie dort als ein mit Flüssigkeit gefüllter Hohlraum (Vakuole) erfolgt, ist wahrscheinlich, aber nicht sicher entschieden. Handelt es sich um sagittale Dreistrahler, so ist von vornherein der eine Strahl grösser als die beiden anderen. Auch hier fungiert weiterhin die eine Zelle als „Bildner", die andere als Verdicker", nachdem sich die drei Nadeln im Zentrum des „Sextettes" vereinigt haben. Während nun die Spikula weiter an Grösse zunehmen, so dass sie sehr bald den Durchmesser der Bildungszellen um das Mehrfache übertreffen, beginnen diese ihre ursprüngliche Lage zu ändern, indem je eine Zelle eines zusammengehörigen Paares an der Basis der Strahlen verbleibt (Basalzellen), während die drei anderen an die Spitze wandern (Apikalzellen). Dadurch rückt der ganze Zellhaufen auseinander und lässt das Spikulum stellenweise anscheinend ganz frei. In Wirklichkeit erscheinen aber die Strahlen überall von einer zarten Plasmascheide überzogen.

Die Basalzellen zeigen immer eine abgerundete glatte Oberfläche, während die Apikalzellen meist zackig begrenzt erscheinen. Die Granula, mit welchen die Actinoblasten ursprünglich dicht erfüllt waren, nehmen in gleichem Maasse an Zahl ab, als das Spiculum heranwächst, eine für den sekretiven Charakter des ganzen Bildungsvorganges höchst bedeutungsvolle Tatsache, indem fast allen typischen Drüsenzellen die spezifischen Bestandteile des Sekretes in Form von

Körnchen (Granula) abgelagert erscheinen. Auf alle Fälle spielen Granula auch bei diesem merkwürdigen Sekretionsprozess eine überaus wichtige Rolle. Auch bei der Bildung der Vierstrahler ist der vierte Strahl ganz unabhängig von den anderen und wird durch eine besondere Zelle erzeugt und nachträglich dem Dreistrahlersystem aufgesetzt. Unter allen Umständen hat man also die Spongiennadeln als Sekretionsprodukte dermaler Zellen aufzufassen, deren Form nicht durch umgebende Vakuolen oder Schaumbläschen bedingt wird, vielmehr entstehen sie selbst im Innern der Bildungszelle als kleinste Tröpfchen einer gelatinösen organischen Substanz. Unter keinen Umständen kann davon die Rede sein, die Gesetze der Blasenspannung im Sinne Dreyer's als formbildendes Moment heranzuziehen. Die lebendige Zelle bedingt von Anfang an die Gestalt und das weitere Wachstum des von ihr erzeugten „geformten Sekretes" gemäss ihrer besonderen spezifischen Eigentümlichkeiten und unabhängig von jeder direkt wahrnehmbaren Struktur. Während nach der Auffassung von Dreyer die Dreistrahler aus den Vierstrahlern durch Unterdrückung eines Strahles entstehen sollten, verhält es sich in Wirklichkeit gerade umgekehrt, und entstehen die Vierstrahler erst sekundär durch Anlagerung eines in einer besonderen Zelle gebildeten monaxonen Spiculums an den schon fertigen Dreistrahler, der seinerseits aber auch wieder erst durch Zusammensetzung aus drei Einstrahlern entsteht, deren jeder von einer besonderen Zelle gebildet wird. In jeder Phase der so überaus komplizierten Bildungsgeschichte der Kalkschwammnadeln sehen wir demnach als eigentlich gestaltende Ursache die Tätigkeit lebendiger Zellen, durchaus entsprechend dem ja auch noch völlig rätselhaften Sekretionsvorgange in irgendwelcher Drüsenzelle.

Höchst bemerkenswert scheint mir die auffallende Ähnlichkeit zu sein, welche nach den Untersuchungen von Minchin und Woodland die Entstehungsweise und das Wachsen der kalkigen Spongiennadeln mit der Entwicklung der Radialstacheln bei gewissen Radiolarien zeigt, wie sie durch die neuen Arbeiten von Häcker wahrscheinlich geworden ist. In beiden Fällen scheint der Ausgangspunkt der Entwicklung ein Tröpfchen (eine Vakuole) aus organischer, wahrscheinlich gelatinöser Substanz zu sein, welches sich sehr bald mit einer dünnen, ebenfalls organischen Scheide umgibt, die ihrerseits

wie eine junge Pflanzenzellmembran zu wachsen und daher auch bestimmte Formen anzunehmen vermag. Die Grundlage der Skelettelemente scheint also in beiden Fällen eine organische zu sein; die Verkieselung sowohl wie die Verkalkung beginnt erst in einem späteren Stadium. Dafür liefert auch die schon früher erwähnte Tatsache, dass das optische Verhalten der Kalkspicula im Verlaufe ihrer Entwicklung ganz wesentliche Veränderungen erleidet, einen schönen Beweis. Es war schon davon die Rede, dass alle Kalknadeln der Spongien, wie immer sie auch geformt sein mögen, sich optisch wie einheitliche Kristallindividuen verhalten. Nun ist es offenbar eine grosse Schwierigkeit, diese Tatsache mit der anderen, durch Minchin und Woodland festgestellten Erfahrung in Übereinstimmung zu bringen, dass bei der Bildung eines Spiculums oft mehrere Bildungszellen (Actinoblasten) beteiligt sind. „Denn wie soll man sich vorstellen, dass Gebilde, die aus getrennten Stücken sich erst nachträglich zusammensetzen, wie die Drei- und Vierstrahler, sich nachher wie einheitliche Kristallindividuen verhalten?“ (Maas.) Minchin hat nun bei Asconen das interessante Faktum festgestellt, dass die drei später verwachsenden Einzelstrahler eines Dreistrahlers vor ihrer Vereinigung nocht nicht kristallinisch sind und daher zwischen gekreuzten Nicols dunkel bleiben. Der Kristallisationsprozess scheint von einer Kalkablagerung auszugehen, die die Strahlen im Zentrum verbindet, und es sind erst die sich später auflagernden Kalkschichten, die sich im polarisierten Lichte erhellen.

Maas fasst das Resultat seiner Untersuchungen in folgender Weise zusammen: „Es scheint daraus hervorzugehen, dass es sich bei der Bildung der Kalknadeln nicht um einen undeutbaren, zwischen Organischem und Anorganischem die Mitte haltenden Vorgang handelt, sondern dass man zwei zeitlich aufeinanderfolgende Prozesse auseinanderhalten muss. Der erste, eine rein organische zellulare Tätigkeit, deren Chemismus sich noch unserer Formulierung entzieht, der zweite, ein anorganischer, ein Kristallisationsprozess, fast durchaus dem in der anorganischen Natur vor sich gehenden zu vergleichen; mit andern Worten, es bildet sich ein organischer Kern, um den sich eine (allerdings viel mächtigere) anorganische Hülle lagert. Der erste Prozess bestimmt die Form, der zweite den Inhalt der Gebilde.“ (Maas.)

Die neueren Befunde von Minchin und Woodland weisen aber mit Entschiedenheit darauf hin, dass eine so scharfe Trennung

zwischen der zellular vermittelten Formanlage eines Spongienspiculums und dessen weiterer („anorganischer") Ausgestaltung keineswegs besteht, indem bis zum Ende des Wachstums in die Länge wie in die Dicke die Bildungszellen an der Arbeit sind und durch Absonderung das nötige Baumaterial nicht nur ständig bereitstellen, sondern es auch am entsprechenden Orte und in entsprechender Menge auftragen. Dafür spricht wohl entscheidend der Umstand, dass die Actinoblasten dem Spiculum an den wachsenden Stellen äusserlich aufsitzen und hier nicht wohl etwas anderes bewirken können, als eine Apposition von anorganischer oder organischer Substanz. Die Ausscheidung des Kalkes aus dem zweifellos flüssigen Sekret wird dann allerdings wenigstens in den späteren Stadien der Entwicklung als ein Kristallisationsprozess zu denken sein, wobei sich die Teilchen an die schon vorhandenen in gleicher Ordnung anlagern. Sicherlich ist aber die Kristallisation nicht der formbestimmende Faktor, wie neuerdings wieder Woodland anzunehmen scheint, indem er auf seit lange bekannte Erfahrungen hinweist, aus denen hervorgeht, dass „die Gestalt eines Kristalles nicht nur von seiner Substanz abhängig ist, sondern auch von dem Medium, in dem derselbe abgelagert wird. Durch Änderung des Mediums lassen sich Kristallformen kontinuierlich in andere Gestalten überführen, und es ist von besonderem Interesse, dass kolloidale Media in dieser Richtung den stärksten Einfluss ausüben und fast immer komplizierte Gestalten mit gekrümmten Oberflächen entstehen lassen." Woodland hat solche Formen als „Kristallomorphen" bezeichnet. Obschon ich seinerzeit selbst sehr geneigt war, solchen Kristallisationsprozessen in kolloidalen Medien eine grosse Bedeutung namentlich für die Bildung der Molluskenschalen zuzuschreiben, bin ich doch schliesslich zu der Überzeugung gelangt, dass, von gewissen sphäritischen Bildungen abgesehen, der Entstehungsmodus der mineralisierten Skelettelemente bei wirbellosen Tieren und speziell der Kalkspicula der Spongien- und Echinodermen in einer so unmittelbaren Abhängigkeit von den lebendigen Bildungszellen steht, dass gar nicht daran gedacht werden kann, solche Gebilde als gewissermaassen zufällige „Kristallomorphen" anzusehen. „Es handelt sich hier," wie Becher bemerkt, „um historisch gewordene Gebilde, deren Geschichte sicher nicht lediglich in der Wandlung der kolloidalen Natur ihrer Bildungsstellen gegeben ist... die Spicula sind keine im Organismus sozusagen als Fremdkörper entstehenden Gebilde, sondern stehen zu seinem Gesamthaushalt in

einem ähnlichen Verhältnisse, wie Knochen, Zähne, Hörner und andere Hautgebilde. Die komplizierteren Spicula lassen sich sicherlich mit solchen ganz heterogenen Hartgebilden ihrer ökologischen Bedeutung nach eher vergleichen, als etwa mit den auskristallisierenden Produkten einer sekretorisch tätigen Wanderzelle."

Der Gedanke, der seinerzeit Haeckel veranlasste, die Kalknadeln der Spongien für „Biokristalle" zu halten, gründete sich lediglich auf die irrtümliche Vorstellung, dass sie gewissermaassen verkörperte Kristallaxen vorstellen sollten; er wird gänzlich hinfällig in bezug auf die überaus mannigfaltig gestalteten Kalkkörper, aus welchen sich die Skelette der Echinodermen zusammensetzen, die äusserlich in ihrer Form keine Spur von Kristallähnlichkeit besitzen, dagegen nach ihrem optischen Verhalten (innere Struktur) durchaus als „Biokristalle" charakterisiert sind. Ihre Bildungsgeschichte zeigt uns das Formproblem in seinor ganzen Kompliziertheit, vor allem aber wieder die Bedeutung der geordneten Zusammenarbeit sezernierender Zellen. In bezug auf die Vielgestaltigkeit solcher Kalkkörper sei hier nur ganz flüchtig an die gefensterten Kalkplatten der Holothurien, die zierlichen Kalkanker der Synapten, die Kalkrädchen der Chirodoten und schliesslich an die Kalkgitter der Seeigel und Seesterne, aus denen sich ihr gesamtes Skelett zusammensetzt, erinnert. Alle diese so verschiedenartig geformten Gebilde zeigen ausnahmslos den Charakter einheitlicher Kristallindividuen, so wenig ihre Form ein solches Verhalten vermuten lässt.

Schon 1826 wies Hessel nach, dass viele fossile Skeletteile von Echinodermen, wie die Stacheln der Echiniden, die Säulenglieder von Crinoiden je einem Kalkspatindividuum entsprechen. Es gelang ihm, aus jedem einzelnen Encriniten oder Pentacriniten-Glied durch Spaltung mit dem Messer ein Kalkspatrhomboeder zu entwickeln, wie es sonst bei jedem prismatischen Kalkspatkristall möglich ist. Auch fand er, dass in jedem Stielglied die Hauptachse des Kalkspatrhomboeders mit der morphologischen Längsachse zusammenfällt. Das gleiche war der Fall bei fossilen Echinidenstacheln, auch hier ergab sich, „dass die Kalkspatmasse eines solchen ganzen Stachels ein Kontinuum ist, so dass man aus ihr ein Rhomboeder durch mechanische Teilung erhalten kann. Die (kristallographische) Hauptachse dieses Rhomboeders fällt wieder

zusammen mit der (morphologischen) Hauptachse des Stachels." (Hessel.) Im Jahre 1841 wies Heidinger den schon von Hessel angenommenen Zusammenhang dieser merkwürdigen Kristallstruktur fossiler Echinodermen mit dem Skelettbau der lebenden Organismen nach, indem er zeigte, dass die charakteristischen Teilungsflächen des Kalkspates auch an rezenten Cidariten-Stacheln sich finden. Im Jahre 1864 führte dann schliesslich Stelzner den interessanten Nachweis, dass — trotz der anscheinend einheitlichen Kristallstruktur — die fossilen Echinodermen noch ganz deutlich die ursprünglich netzartig angeordneten Kalkbälkchen mikroskopisch erkennen lassen, dass mithin beim Versteinerungsprozesse der in die Lücken der ursprünglichen Kristallskelette eingelagerte Kalkspat in paralleler Verwachsung mit diesen kristallisiert. Diese Tatsache zeigt, wie leicht an die Kristallstruktur der „Biokristalle" sich noch weiter Kalkspat in derselben kristallographischen Orientierung anschliesst, auch wenn er nicht vom Organismus selbst ausgeschieden wird. Dafür spricht auch die von Sollas mitgeteilte Beobachtung, dass auf die Nadeln von Kalkschwämmen, wenn sie in Wasser liegen, welches $CaCO_3$ gelöst enthält, eine Inkrustation von Kalkspat sich ablagern kann, deren optische Orientierung mit jener der Nadeln übereinstimmt. „Diese und ähnliche Erfahrungen lassen vermuten, dass bei der Bildung der Biokristalle die kristallographische Orientierung der zuerst abgeschiedenen Substanz allein entscheidend ist, und dass alle übrige Substanz nach den Gesetzen der Kristallisation ohne besondere Tätigkeit des lebenden Plasmas sich an die erst gebildete anlagert, während von der lebenden Substanz nur ein modellierender Einfluss auf die äussere Form und auf die jeweilige Mischung des abgeschiedenen Materials genommen wird." (v. Ebner.)

Die Untersuchungen v. Ebner's an rezentem Material haben die eben erwähnten älteren Arbeiten durchaus bestätigt und noch wesentlich erweitert. Er zeigte, dass die Querschliffe von Echinidenstacheln trotz der mannigfachen Anordnung ihrer Kalkbälkchen und Gitter im konvergenten Lichte sich durchaus wie parallel zur Basis geschliffener Kalkspatplatten verhalten, und das gleiche gilt auch von Schnitten und Schliffen anderer Skelettstücke.

Es ist sehr bemerkenswert, dass auch die Entwicklung des so ausserordentlich komplizierten Echinodermenskelettes ihren

Ausgangspunkt von Drei- und Vierstrahlern nimmt, die zunächst intrazellular als kleine Körnchen entstehen, weiterhin aber durch eine ganze Menge von Zellen (Calcoblasten) ausgebaut werden. Immer finden wir, dass die Gestalt des primären Larvenskelettes durch eine nach bestimmten Gesetzen erfolgende Anordnung der skelettogenen Mesenchymzellen bedingt und weiterhin beherrscht wird. Betrachten wir das Blastulastadium eines abgefurchten Echinidenkeimes, so finden wir an dem einen Pol einen kleinen, scharf umrissenen Bezirk, in dem die Zellen dicht gedrängt liegen, und von dem in der Folge die Bildung des Mesenchyms ausgeht. Bei verschiedenen Arten (Echiniden) schwankt die Zahl der Zellen, welche die Bildung einer und derselben typischen Skelettform besorgen, zwischen 20 und 80. Nach einigen Stunden sieht man durch die Anordnung der Zellen bilateral symmetrisch zwei Dreistrahler sozusagen vorgezeichnet, als Grundriss des weiteren Skelettaufbaues.

Ich muss es mir hier versagen, auf weitere Details der Entwicklung der Echinodermenskelette einzugehen, und verweise in dieser Beziehung auf das Handbuch S. 611 ff. Es muss genügen, wenn ich sage, dass auch die kompliziertesten Kalkgebilde dieser Tierklasse lediglich das Produkt der sekretorischen Tätigkeit einer mehr oder weniger grossen Zahl von Zellen sind. Als besonders merkwürdiges Beispiel eines Falles, wo ganze Scharen von Zellen (Calcoblasten) als Sekretionskomplex an der Bildung gewisser Skelettelemente beteiligt sind, seien aber doch noch die zierlichen Kalkanker der Syapten erwähnt (Handb. S. 620), während andrerseits der Aufbau der durchlöcherten Kalkplättchen im Integument mancher Holothurien nur ganz wenig Zellen (oft nur zwei) anvertraut ist.

Wenn so verschiedenartige Kalkgebilde, wie die Spicula der Calcispongien und die Skelettelemente der Echinodermen durch meist frei bewegliche Zellen als „geformte Sekrete“ gebildet werden, so kann es keinem Zweifel unterworfen sein, dass die spezielle Form aller solcher Gebilde durch die Zellen bedingt wird, die sich aktiv an deren Aufbau beteiligen. Von besonderem Interesse sind jene oben erwähnten Fälle, wo die Form in der augenfälligsten Weise durch die besondere Art der Zusammenordnung der „Spiculoblasten“ sozusagen vorgezeichnet wird, noch ehe es zur Kalkausscheidung kommt, wie zum Beispiel bei der Entstehung des

primären Larvenskelettes der Seeigel und Seesterne. Hier ist es dann nicht sowohl die Form der von den Zellen modellierten Kalkgebilde, die der Erklärung bedürftig ist, sondern es handelt sich vielmehr um die Erforschung der Ursachen, welche die kalkabscheidenden Zellen zu einer so bestimmten Gruppierung an bestimmten Orten zwingt.

Nach allen vorliegenden Erfahrungen (vgl. Handb. S. 622 ff.) kann es nicht zweifelhaft sein, dass die frei beweglichen sezernierenden Zellen „richtenden Kräften" (Richtungsreizen) folgen und durch sie in ihrer Anordnung bestimmt werden. Driesch hat gezeigt, dass die Selbstordnung der Kalkbildner bei Echinus-Larven auch dann noch erfolgt, wenn ihre normale Lagerung durch mechanische Einwirkungen gestört wird. „Die Kalkbildner bilden das sehr typische Pluteus-Skelett durch aktive Ortsveränderungen und durch Kalkausscheidung dort und so, wie es jeweilig nötig ist." (Driesch.) Es sind demnach alle Mesenchymzellen in bezug auf die Bildung jeweils jedes einzelnen Skeletteiles gleichwertig („äquipotentiell"), da es ja bei dem gänzlich Regellosen der durch Schütteln der Blastulae bewirkten mechanischen Derangierung des Mesenchyms kaum angenommen werden kann, „dass jede Zelle bei der definitiven Lagerung gerade an denjenigen Ektodermort zu liegen kommt, an den sie sich auch im normalen Geschehen begeben haben würde." „Die Schar der Mesenchymzellen ist einer Schar von Arbeitern zu vergleichen, denen in ihrer Gesamtheit aber ohne Rollenverteilung eine komplizierte tektonische Aufgabe gestellt ist, welche jeder von ihnen kennt und kann; wie sie gerade zufällig gestellt sind, übernehmen sie die Einzelausführungen an dem in Auftrag gegebenen Werk; was jeder einzelne tut, das hängt ab von der Spezifizität des schon erledigten und vom idealen Ganzen. Mit schlechten oder mit zu wenig Steinen können auch die Arbeiter nicht bauen." (Driesch.)

In dieser letzteren Beziehung konnte Herbst zeigen, dass durch Zusatz von Lithiumsalzen zum Meerwasser sehr charakteristische Veränderungen der Form des Stützgerüstes von Echinodermen-Larven sich künstlich erzeugen lassen.

Ganze Massen von Zellen sehen wir auch bei der Bildung der „Hornfasern" der Keratospongien an der Arbeit, welche nichts weiter sind als ein kutikulares Absonderungsprodukt der „Spongoblasten", deren Form und Anordnung an den Fasern sehr an die Osteoblasten, die Knochenbildner der Wirbeltiere, erinnern. In der

Tat ist auch die Funktion der betreffenden Zellen in besonderen Fällen eine ganz ähnliche (vgl. Handb. S. 605).

Fassen wir das Wesentlichste der vorstehenden Erörterungen noch einmal kurz zusammen, so wäre zunächst hervorzuheben, dass alle wie immer geformten Skelettbildungen Erzeugnisse der sekretorischen Tätigkeit besonderer Zellen darstellen (skeletogene Zellen), wobei die Form des Produktes in vielen Fällen, namentlich bei kutikularen Bildungen, durch die Form der absondernden Zelle (resp. Zellen) bestimmt wird. Es ist sehr bemerkenswert, dass wir der grössten Formenmannigfaltigkeit von Skelettbildungen keineswegs auf der höchsten Stufe der Organisation, sondern im Gegenteil bei den Protozoen resp. Protophyten begegnen. Man denke nur an die geradezu unerschöpfliche Formenfülle der Diatomeen und Radiolarien. Während es gelungen ist, die relativ einfacheren Schalenformen der Foraminiferen bis zu einem gewissen Grade physikalisch zu erklären, so stehen wir bei den Radiolarien noch vor ungelösten Rätseln, und alle Versuche in dieser Richtung sind im wesentlichen ergebnislos geblieben. Es mag sein, dass in einzelnen einfacheren Fällen die Dreyer'sche Auffassung, derzufolge Drei- und Vierstrahler durch Absonderung in die Zwischenräume kugeliger Vakuolen entstehen sollen, wirklich zu Recht besteht. In anderen Fällen kann diese Theorie der „versteinerten Blasengerüste" sicher nicht zur Erklärung herangezogen werden. Wie es scheint, handelt es sich bei der Entstehung resp. dem Wachstum von Radiolarienskeletten oft um häutige, erst später verkieselnde Anlagen, die natürlich auch schon als geformte Sekrete aufzufassen sind. Diese zeigen nun nach Häcker Sprossungsvorgänge, d. h. ein Auswachsen nach bestimmten Richtungen, wie wir solches ja auch bei Pflanzenzellmembranen antreffen. Hier wie dort kann es sich um nichts anderes handeln, als um ein durch lokale Intussuszeption bedingtes, gesetzmässiges Wachstum in beständiger Wechselwirkung mit der lebenden Substanz, wobei die jeweils besondere Ausgestaltung durch die uns gänzlich unbekannte vererbbare spezifische Konstitution der letzteren bedingt wird.

Formgebend im Sinne mannigfacher Reliefbildungen (Stacheln, Höcker, Furchen, Wülste usw.) an der Oberfläche schon fertiger Zellhüllen oder Gehäuse finden wir gerade auch bei einzelligen Tieren und Pflanzen (Diatomeen, Foraminiferen, Peridineen) aber auch bei

Molluskenschalen, Insekteneiern usw. wiederum sekretorisch tätiges „Exoplasma", welches durch Poren der Zellhülle austritt oder umgebenden Zellen (Tapetenzellen) angehört und nun seinerseits durch sekretorische Tätigkeit jene Aufsatzbildungen erzeugt. In sehr vielen Fällen finden wir an der Ausgestaltung geformter Sekrete Zellgemeinschaften (Sekretionskomplexe) beteiligt, wobei die Zahl der beteiligten Zellen innerhalb weiter Grenzen schwankt.

Dabei können solche Zellen schon durch ihre Eigenform und die Art ihrer Gruppierung die Form des Sekretes bedingen (Radulazähne der Schnecken), oder sie zeichnen bei ganz indifferenter Gestaltung nur durch ihre Zuzammenordnung sozusagen den Grundplan des Skelettelementes vor (Larvenskelette der Echinodermen). In sehr vielen Fällen, namentlich bei der Bildung der kalkigen Skelettelemente der Schwämme und Echinodermen, finden wir zwar nicht bei der ursprünglichen Anlage, wohl aber bei der weiteren Ausgestaltung Kristallisationsvorgänge beteiligt, so dass solche Gebilde dann trotz ihrer sehr verschiedenartigen Form doch einheitlichen Kristallcharakter tragen („Biokristalle").

6. Die Frage des „Lebens" geformter Sekrete.

Die folgenden Betrachtungen möchte ich mit einem Satz aus Pfeffer's klassischer Pflanzen-Physiologie einleiten. „Der eigentlich lebende Organismus ist der Protoplasmakörper, der, wie eine Schnecke in ihrem Hause in dem selbstgebauten Zellhautgerüste lebt und die Vorgänge, welche sich in der Zellhaut sowie in dem Zellsaft (Vakuolen) vollziehen, stehen in wesentlich analoger Abhängigkeit vom Protoplasma, wie die Funktionen toter Elementarorgane". Man kann natürlich ebensogut auch sagen, irgendwelche, wie immer geartete Produkte des lebendigen Plasmakörpers, welche sich von demselben chemisch ganz verschieden verhalten, wie Stärke, Glykogen, Fett, aber selbst Eiweisskörper oder ihnen noch nahestehende Stoffe sind, in welcher Form sie auch immer ausgeschieden werden, nicht mehr als lebendig anzusehen. Sie sind tote Sekrete. Hier stossen wir nun aber sofort auf die an die Spitze gestellte Frage, die meiner Ansicht nach nicht nur für die Physiologie, sondern auch für die Pathologie von einschneidender Bedeutung ist.

Als Ausgangspunkt der folgenden Erörterungen mag wieder die pflanzliche Zellhaut dienen, an der sich alle in Betracht kommenden

Verhältnisse am besten darlegen lassen. Dass eine Summe von Zelluloseteilchen, ob sie nun oberflächlich oder im Inneren eines Plasmakörpers gebildet werden, ebensowenig als an sich lebendig gelten können, wie etwa Stärkekörner oder Fetttropfen, kann füglich nicht bezweifelt werden. Es muss das also auch von einer Zellulosehaut (Membran), wie sie Pflanzenzellen „bauen", gelten, soweit sie nur aus Zellulose oder sonstigen plasmafremden Substanzen besteht. Anders läge die Sache allerdings, wenn, wie das seinerzeit Wiesner angenommen hat, die Haut nur Zellulose „enthält", nicht aber allein aus ihr „besteht". Dann wären eben nur tote Zelluloseteilchen in einer lebendigen (plasmatischen) Grenzzone mehr oder weniger dicht eingelagert und verhielten sich demgemäss nicht anders, wie etwa Stärkekörner oder Fetttropfen innerhalb eines lebendigen Plasmakörpers, das heisst sie könnten jeden Augenblick durch Vermittlung desselben in den Stoffwechsel gerissen werden. Das „geformte Sekret" der Zellhaut wäre scheinbar lebendig, indem es als Ganzes betrachtet Eigenschaften zeigt, welche sonst nur die lebendige Substanz selbst charakterisieren.

Zugunsten einer solchen Auffassung hat man sich hauptsächlich auf die Erscheinungen des Flächenwachstums bezogen, Vorgänge, welche auch bei gewissen tierischen geformten Sekreten eine grosse und wichtige Rolle spielen. Es ist klar, dass eine Vergrösserung der Oberfläche einer als „tot" betrachteten Zellmembran nur denkbar ist, wenn entweder eine elastische Dehnung stattfinden kann, oder aber durch „Intussuszeption", indem sich Teilchen zwischen die bereits vorhandenen einlagern, sei es, dass schon das einfache Auseinanderrücken der kleinsten Membranteilchen bei einer Dehnung durch den osmotischen Druck Platz liefert, oder dass die Haut stellenweise reisst und die groben Lücken durch neue Substanz ausgefüllt werden.

Seit Traube seine „künstlichen Zellen" herstellte, ist deren „Wachstum" immer wieder mit dem einer natürlichen Zelle verglichen worden. Aber es ist dabei immer wieder vergessen worden, dass letzterenfalls das Wachsen erstlich einmal in unzähligen Fällen nur lokal erfolgt und andererseits an die dauernde Berührung mit dem lebenden Plasmakörper geknüpft erscheint. Die erstere Tatsache widerlegt an und für sich, dass das Flächenwachstum

nichts anderes darstellt, als eine einfache plastische (elastische) Dehnung der Membran unter dem Einflusse des Turgordruckes (osmotischen Druckes). Es gibt zweifellos Fälle, wo das Spitzenwachstum pflanzlicher Zellhäute unter Sprengung der älteren Schichten und Neubildung erfolgt; aber das kann weder als allgemeine Regel gelten, noch würde es an sich beweisen, dass das Flächenwachstum auf passiver elastischer Dehnung der Haut beruht. In der grossen Mehrzahl der Fälle dürfte aber Intussuszeption bei dem Flächenwachstum im Spiele sein, wenn auch vielleicht oft mit einem regulatorisch gelenkten plastischen Dehnen kombiniert. „Unter allen Umständen ist zur Realisierung des Wachstums das richtige Zusammenwirken verschiedener energetischer vorbereitender und auslösender Faktoren notwendig" (Pfeffer).

Von besonderem Interesse sind jene Fälle, wo Flächenwachstum der Membranen anscheinend ohne jede Dehnung stattfindet. So hat Pfeffer gezeigt, dass das Wachstum der Membranen von Wurzelzellen fortdauert, wenn nach Herstellung einer geeigneten Widerlage der osmotische Druck mehr und mehr von dieser getragen wird, die Zellhaut also schliesslich ganz oder fast ganz entspannt ist. Nach Strassburger zeigen Pollenschläuche auch dann intensives Spitzenwachstum, wenn die älteren Teile, speziell das Pollenkorn selbst, bereits kollabiert sind.

Ebenso wird das lokalisierte Flächenwachstum, wie man es so häufig findet (Sprossung der Hefezellen, sternförmige Markzellen von Iuncus, viele gewellte Epidermiszellen), nicht sowohl passiv durch Dehnung, sondern durch ein aktives Membranwachstum hervorgebracht. Eine Zunahme des osmotischen Druckes im Zellsaft kann nicht die Ursache davon sein, da durch dieselbe nur eine gleichmässige Volumenvergrösserung, aber keine Formänderung herbeigeführt würde. Es müssen ganz spezifische, an besonderen Stellen lokalisierte Prozesse im Plasmakörper der Zelle sein, durch welche die Membran zu lokalem Auswachsen veranlasst oder angeregt wird. So muss man wohl auch Klebs beistimmen, wenn er meint, dass die wahren Wachstumsursachen dem Wesen nach dieselben sind, ob es sich um das Wachstum einer mit Zellulosehaut umgebenen Pflanzenzelle oder um das eines Myxomycetenplasmodiums oder einer Amöbe handelt. Verlegt man aber diese Ursachen in das lebende Plasma,

so heisst dies allerdings vorläufig nichts anderes, als dass wir über dieselben nichts wissen. Für eine Wachstumstheorie sind noch nicht die ersten Anfänge vorhanden, und es erscheint vor allem nötig zu versuchen, auf experimentellem Wege den Fragen näher zu treten.

In dieser Richtung liegen Untersuchungen von Klebs, Zacharias, Wortmann, Reinhardt und anderen vor. Es wurde erstrebt, zunächst durch Plasmolyse die Verbindung zwischen Plasma und Membran in lebhaft wachsenden Zellen möglichst schnell zu unterbrechen, ohne Schädigung der beiden in Frage kommenden Teile, und darauf wieder möglichst schnell durch Rückgang der Plasmolyse ihre Vereinigung zu ermöglichen. Da es vor allem darauf ankam, zu beobachten, welchen Einfluss diese vorübergehende Trennung auf die Wiederaufnahme und den Fortgang des Membranwachstums ausübt, so wurden nur solche Zellen ausgewählt, die sich bis zum Eintritt der Plasmolyse in lebhaftem Wachstum befanden und darin sozusagen von der Plasmolyse überrascht wurden. Es wurden immer möglichst unschädliche Lösungen (besonders Rohrzucker) verwendet in einer Konzentration, die gerade noch ein Abheben des Plasmaschlauches bewirkte. Reinhardt verwendete Wurzeln von Vicia Faba, Phaseolus, Lepidium. War die Entwicklung der Zellen so weit fortgeschritten, dass sich infolge der Plasmolyse der Plasmaschlauch von der Membran abhob, so trat immer Stillstand im Wachstum ein, der auch nach dem Auswaschen anhielt und nach einigen Tagen ein Absterben der betreffenden Pflanzenteile zur Folge hatte, Ohne Schaden scheint nur das jüngste embryonale Gewebe für längere Zeit die Einwirkung hochkonzentrierter (65%iger) Zuckerlösungen zu ertragen, ob aber hier wirklich Plasmolyse stattfindet, konnte Reinhardt nicht sicher feststellen. Dagegen ist die Plasmolyse wirklich unschädlich für ruhende, nicht wachsende Zellen.

Es läuft anscheinend alles darauf hinaus, dass, wie sich Reinhardt ausdrückt, „beim Wachstum der Membran eine Wechselwirkung zwischen junger Membran und Protoplasma stattfindet, bei welcher die Kräfte zum Teil in der Membran liegen müssen, aber erst durch die Mitwirkung des lebenden Plasmas ausgelöst werden können“. Handelte es sich um einfache Apposition oder Intussus-

zeption, das heisst, würden die Zellulose-Mizellen nur an- oder eingelagert, so wären die Störungen, welche eine vorübergehende Plasmolyse hervorruft, nicht verständlich. Denkt man sich aber die Beziehungen zwischen Membran und Protoplasten etwa durch zarte Plasmafortsätze vermittelt, so liesse sich schon eher denken, dass wenn durch den Eingriff der Plasmolyse dies zarte Band zerrissen ist, eine Verbindung nicht wiederhergestellt wird, und die Folge muss eine Störung des Wachstums sein, unter Umständen sogar der Tod der Zelle. Auch Strassburger betont, „dass das Protoplasma die Plastizität schon vorhandener Membranen nachträglich beeinflussen und das besondere Verhalten bestimmter Stellen einer Membran bestimmen kann“. In dieser Beziehung sind auch die Beobachtungen von grossem Interesse, welche Reinhardt über das Wachstum der Pilzhyphen und speziell über die verschiedenen Formen des Hemmens und Erlöschens des Wachstums an der Spitze von solchen mitteilte. Lebhaft wachsende Hyphen stellen ihr Wachstum zuerst an dem Orte ausgiebigster Membranbildung, das heisst an der äussersten Spitze ein, während das Wachstum an etwas rückwärts gelegenen Teilen, wo es nicht so lebhaft war, noch andauert; denn hier ist die Wechselwirkung zwischen Membran und Plasma nicht so gross, daher ist auch die Menge des in der Membran befindlichen Plasmas an Masse geringer, dem durch die Störung ausgeübten Reize in geringerem Grade zugänglich, so dass die Reaktion darauf auch später und in grösserem Maasse eintritt. Der Erfolg ist, dass die Spitze zunächst sich abrundet, dann zur Kugel auswächst und schliesslich abplattet, indem das Wachstum in den rückwärts liegenden Teilen noch anhält, weil der Reiz zu gering war, um auch sie zu beeinflussen, ja dass die Seiten den ruhenden Mittelpunkt, die ehemalige Spitze, sogar ringwallartig überwachsen können. Das weitere Wachstum nimmt dann im Ringwall selbst seinen Fortgang, nicht trichterartig, sondern in Form einer Polytomie, indem aus dem Ringwall mehrere Hyphen hervorwachsen.

Nimmt man daher eine Wechselbeziehung zwischen Membran und Plasma an, so kann nur diesem der lebendige Anteil am Wachstum zukommen, es allein empfängt Reize und reagiert darauf; es ist das die Form des Wachstums Bestimmende, und soweit die Membran selbst dabei in Betracht kommt, kann dies nicht anders

gedacht werden, als dass sie in einem gewissen Stadium ihrer Entwicklung entweder noch lebendes Plasma enthält, welches mit dem der bildenden Zelle in ununterbrochenem Zusammenhang steht, oder dass die junge Membran wenigstens von einer als Produkt des lebenden Plasmas zu betrachtenden Lösung umspült und durchsetzt wird, welche alles erforderliche Material zur Ablagerung neuer Zelluloseteilchen enthält, sozusagen einer Mutterlauge, aus der dann die Abscheidnng nach Art eines Kristallisationsprozesses auf rein physikalischem Wege erfolgt. Ich vermag mir Intussuszeption nicht anders vorzustellen, als dass zwischen den vorhandenen Teilchen des Membranstoffes (Zellulose, Chitin) neugebildete sich einschieben, deren Bildung aber naturgemäss immer an das Vorhandensein von Plasma selbst oder einer von diesem erzeugten (sezernierten) Lösung geknüpft erscheint. Wenn das erstere als Regel gelten darf und uns berechtigt, mit gewissen Einschränkungen eine jugendliche Zellmembran als „lebendig" zu bezeichnen, so gibt es doch auch Fälle — und diese sind für das Wachstum und die Veränderungen tierischer „Interzellularsubstanzen" von höchstem Interesse — wo auch pflanzliche Zellmembranen ohne jede direkte Berührung mit lebendem Plasma, aber doch nicht unabhängig von diesem intussuszeptionell wachsen. Ich erwähne das von Fitting (Bot. Ztg. 1900, 58, S. 107) beschriebene Wachstum der Sporen von Selaginella. An der jugendlichen Spore von Selaginella finden sich zwei, auch durch ihre chemische Beschaffenheit differente Membranen (Exospor und Mesospor). Sie sind durch eine sehr substanzarme Flüssigkeit voneinander geschieden. Während nun die Spore an Grösse bedeutend zunimmt, bleiben diese Lamellen erhalten und erfahren gleichzeitig mit ihrem erheblichen Flächenwachstum auch eine Verdickung. Bei einer gewöhnlichen Zellwand könnte allenfalls die innerste Lamelle ein Flächenwachstum durch plastische Dehnung und gleichzeitige Anlagerung neuer Schichten vom Protoplasma aus erfahren; die äusseren Lamellen aber müssten bei plastischer Dehnung dünner werden. „Bei Selaginella aber ist selbst für die innere Lamelle jede Möglichkeit einer Anlagerung ausgeschlossen, da hier das Protoplasma im Inneren des Mesospors zu einer Kugel kontrahiert ist und höchstens an einem Punkt der Membran anliegt. Zwischen Plasma und Mesospor findet sich eine Flüssigkeit, aus der bei Alkoholzusatz Gerinnsel ausfallen; die

wachsende Membran grenzt also an beiden Seiten an Flüssigkeit, aus der ihr offenbar die nötigen Bildungsstoffe zukommen, und so wächst sie, ohne durch osmotischen Druck gedehnt zu sein, in die Fläche" (Jost). Wie Jost (Physiologie) sehr richtig bemerkt, wird man das Wachstum durch Intussuszeption am ehesten mit Kristallisationsprozessen vergleichen können. So können in der Membran mancher Zellen Kristalle von oxalsaurem Kalk sich bilden und vergrössern, wobei sie doch die Kohäsion der Membranteilchen zu überwinden haben.

Wenn so das Flächenwachstum pflanzlicher Zellmembranen wohl in der Hauptsache — eine Mitbeteiligung des Turgors kann und soll ja nicht geleugnet werden — auf Intussuszeption beruht, so sind doch auch Tatsachen bekannt, welche für die Möglichkeit eines intussuszeptionellen Dickenwachstums sprechen. Es ist bekannt, dass in durch Anlagerung entstandenen Lamellen, auch in solchen, die durch andere Schichten vom Protoplasma getrennt sind, nachträglich eine oft recht beträchtliche Dickenzunahme stattfindet. So wird bei der Teilung der Zellen von Gloeocapsa alpina (Alge) eine neue Zellhaut um die Tochterzellen ausgeschieden. Die ursprüngliche Haut aber, die jetzt durch diese Neubildung vom Protoplasma getrennt ist, fährt fort, in Fläche und Dicke sich zu vergrössern. Die Messungen und Überlegungen von Correns (Flora 72, 1889, S. 298) haben ergeben, dass dieses Wachstum nur unter der Annahme von Einlagerung organischer Substanz verständlich wird. Es ist sehr bedeutungsvoll, dass auch beim „Wachstum" der Stärkekörner sich Prozesse abspielen, die in jeder Beziehung an das „Wachsen" der Zellulosemembranen erinnern. Sind sie doch das klassische Objekt, an dem Naegeli seine Theorie der Intussuszeption entwickelte. Sehr klar drückt sich über die hier obwaltenden Verhältnisse Jost (l. c.) aus: „Wir wissen heute, dass das Wachstum der Stärkekörner durch Anlagerung (Apposition) neuer Substanz von aussen her geschieht, dass also die Vergrösserung der Stärkekörner in derselben Weise sich vollzieht wie die eines Kristalles oder Sphärokristalles. In gewissem Sinne sind also die Stärkekörner nicht mehr Objekte physiologischer, sondern kristallographischer Forschung. Wir sagen absichtlich in gewissem Sinne, denn wenn auch ein Wachstum durch Anlagerung bestimmt nachgewiesen ist, so ist doch ein

Vorkommen von nachträglichen Intussuszeptionsvorgängen nicht völlig ausgeschlossen" (Jost).

Ziehen wir die Konsequenzen aus allen diesen Tatsachen und Betrachtungen, so ergibt sich, dass eine pflanzliche Zellmembran in keiner Phase ihrer Entwicklung als „lebendig" gelten kann; denn soweit sie aus Membranstoffen besteht, ist sie an und für sich in gleichem Sinne als „tot" zu bezeichnen, wie jedes plasmafremde Zellprodukt beliebiger Art. Der Anschein des Lebens (vor allem ihr Flächenwachstum) beruht nur auf ihrer Wechselwirkung mit lebendem Plasma, welches ebenso befähigt ist neue, gleichartige Teilchen (als Sekretstoffe) an die vorhandenen anzugliedern bzw. einzufügen, wie es schon vorhandene wieder aufzulösen und in den Stoffwechsel zu reissen vermag. Es verhält sich also in dieser Beziehung eine Zellhaut nicht anders wie irgendwelcher andere Reservestoff (Stärke, Glykogen, Fett, Eiweiss), und bedürfte es hierfür noch eines Beweises, so wäre er in dem Verhalten der „Reservezellulosen" im Endosperm so vieler Samen bei der Keimung gegeben. Sehen wir doch sogar anorganisches Material, wie kohlensauren Kalk oder sogar Kieselsäure gelegentlich wieder gelöst und resorbiert werden (Foraminiferenschalen, Diatomeen, Radiolarien), um an anderer Stelle neuerdings Verwendung zu finden.

Als ein vollkommenes Seitenstück zu dem Spitzenwachstum resp. der gesetzmässigen Aussprossung einer pflanzlichen Zellmembran darf hier die Bildung der Stacheln mancher Radiolarien erwähnt werden, welche durch dichotomische Verzweigung wachsen. Nach den Untersuchungen Häckers zeigt der hohle Schaft eines jugendlichen Stachels von Auloceros arborescens „bereits eine beträchtliche Wandverdickung und Verkieselung, dagegen sind die Terminaläste mit ihren Sprossen nur von einer dünnen Haut bekleidet, die an ihrer Innenfläche eine feine Körnelung aufweist". Es liess sich nicht sicher entscheiden, ob dieser häutige Überzug rein organischer Natur ist oder schon eine schwache Verkieselung zeigt. Auf alle Fälle aber dürfte „eine langgestreckte, dünnhäutige und wahrscheinlich mit einer gallertartigen Flüssigkeit gefüllte Blase (Vakuole) den Ausgangspunkt bilden, mag dieselbe nun, wie Immermann meint, durch mechanischen Zug gestreckt werden, oder durch Eigenwachstum

der plasmatischen Hülle ihre Gestalt erhalten" (Häcker). Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Nadelbildung von Auloceros kein einfacher, durch örtliche Faktoren, nämlich die passive Masse der Alveolarsubstanz lokalisierter Abscheidungsprozess ist, wie dies nach Dreyer's Hypothese anzunehmen wäre, sondern dass man es mit einem komplizierten Lebensvorgang zu tun hat, welcher sich aus einer Reihe von Wachstums-, Sprossungs- und Sekretionsprozessen zusammensetzt und dessen Produkte ihrer Form nach, soviel wir zurzeit sagen können, in erster Linie durch zpezifische Gestaltungstendenzen des aktiven Protoplasmas, speziell der plasmatischen Hülle der häutigen Stachelanlagen bestimmt sind" (Häcker).

Ich glaube, dass die vorstehenden Erörterungen hinreichend klar beweisen, dass eine pflanzliche Zellhaut oder ein entsprechend membranöses Sekretionsprodukt nicht an sich als lebendig bezeichnet werden kann, sondern tot genannt werden muss, soweit sie aus an sich nicht lebensfähigem organischem oder anorganischem Material besteht. Veränderlich im morphologischen und chemischen Sinne wird sie nur im Wechselverkehr mit ihrem lebendigen Produzenten, dem Plasmakörper, sei dieser nun ein direkter oder durch gelöste Substanzen vermittelt. So selbstverständlich dies alles erscheinen mag, solange man nur **N-freie** Membranstoffe oder Zwischensubstanzen in Betracht zieht, so schwierig und verwickelt gestaltet sich die ganze Frage, wenn es sich um Zellprodukte handelt, die zwar durchaus als geformte Sekrete angesprochen werden müssen, in ihrer chemischen Zusammensetzung aber den Eiweissstoffen nahestehen. Hierher zählen, abgesehen von einigen Skelettsubstanzen wirbelloser Tiere, die noch recht wenig bekannt sind, vor allem die gewöhnlich als „Interzellularsubstanzen" gedeuteten Stoffe, welche als Bindegewebe Knorpel, Knochen, das Skelett und die sonstigen Stützsubstanzen des Wirbeltierkörpers aufbauen. Wenn bei den Pflanzen die Zellhüllen ihren Charakter als solche im allgemeinen kaum verleugnen, und die jeder einzelnen Zelle zugehörigen Bezirke des ausgeschiedenen Produktes mehr oder weniger scharf voneinander getrennt bleiben (das, was man hier als „Interzellularsubstanz" bezeichnet, spielt als primäre Membranbildung nur eine geringe Rolle), ist dies bei den genannten tierischen Geweben wesentlich anders, indem hier die

Zellgrenzen, abgesehen von den Plasmakörpern, in der Regel völlig verwischt erscheinen, und eben nur eine einheitliche, mehr oder weniger massig entwickelte „Zwischensubstanz" den eigentlichen Hauptbestandteil der betreffenden „Gewebe" bildet. Dies geht so weit, dass, wenn man von gewissen Knorpelarten absieht, Zellterritorien sich gar nicht mehr voneinander abgrenzen, indem die Plasmakörper einer scheinbar einheitlichen Masse des Absonderungsproduktes eingelagert erscheinen. Da sich nun ausserdem offensichtliche Veränderungen mannigfachster Art gerade innerhalb der „Grundsubstanzen" (Zwischensubstanz) abspielen, und da diese chemisch den Eiweisspörkern, also den Grundstoffen des Plasmas, noch so nahe stehen, so konnte es nicht fehlen, dass man diesen ein „Eigenleben" zugeschrieben hat, um so mehr, als die Zellen (Bildungszellen) im entwickelten Zustande, wenigstens im morphologischen Sinne, so sehr zurücktreten. Man braucht nur die Ansichten der Anatomen darüber nachzulesen, um eine volle Bestätigung für das eben Gesagte zu finden. So äussert sich Maurer in seinen „Grundzügen der vergleichenden Gewebelehre" (1915) folgendermaassen: „Beim Aufbau der Bindesubstanzen sind zu unterscheiden: Zellen- und Interzellular- oder Grundsubstanz. Es besteht bei niederen Wirbellosen und ebenso an einem Organ der Wirbeltiere ein typisches Stützgewebe, bei welchem Zellen noch den wesentlichen Gewebsbestandteil bilden (zelliges Bindegewebe) ... Bei den Hauptformen der Stützgewebe stellt aber die Zelle nicht, wie im Epithelgewebe, den einzigen Bestandteil des Gewebes dar. Freilich bildet auch hier die Zelle den Ausgangspunkt, indem sie in besonderer Form gewisse Substanzen synthetisch aufbaut und abscheidet. Die Zelle nimmt bestimmte Stoffe auf, verarbeitet sie und bringt sie entweder in der oberflächlichsten Schicht des Plasmas, also intrazellular, zur Ablagerung, oder sie scheidet sie extrazellular an ihrer Oberfläche aus. So kommen die Grund- oder Interzellularsubstanzen zustande, in welchen die Zellen als deren Bildnerinnen eingelagert sind. Die Interzellularsubstanz als Abscheidungsprodukt der Bindegewebszellen unterscheidet sich in ihrem weiteren Verhalten von den verschiedenen Sekreten der meisten epithelialen Drüsenzellen vor allem dadurch, dass sie im Organismus dauernd verbleibt, nicht abgestossen wird. Sie bleibt ein mitlebender Bestandteil der Gewebe, der

auch an den Stoffwechselvorgängen in verschiedenem Maasse teilnimmt und weiterer selbständiger Differenzierung fähig ist. Sie stellt also neben den Zellen eine besondere Form der lebenden Substanz dar" (Maurer).

Ähnlichen Äusserungen begegnen wir auch bei Pathologen. So bemerkt ganz neuerdings Paul Ernst in seiner Pathologie der Zelle (Handb. d. allgem. Pathologie von L. Krehl und Marchand III. Bd. 1. Abt. Leipzig 1915), man müsse sich doch vorstellen, dass in kollagenen und elastischen Fasern „ein eigener Antrieb zur Ernährung, zum direkten Austausch mit umgebender Gewebelymphe wohne, und dass die Albuminoide der Interzellularsubstanz sich zum Baumaterial dieser Stützgewebe verhalten, wie die Eiweisse zum Zellprotoplasma". Im Gefühl der Bedenklichkeit einer solchen Annahme fügt er aber gleich hinzu, dass es in den meisten Fällen schwer sein dürfte, eine Direktion oder Fernwirkung der Zellen auf den Assimilationsprozess dieser „Trümmer des lebenden Plasmas" auszuschliessen.

Hier haben wir also ganz klar und unzweideutig ausgedrückt die Behauptung, dass es lebendige Sekrete gibt, sozusagen eine zweite Klasse lebendiger Substanzen, die sich nicht nur in bezug auf ihre chemische Zusammensetzung, sondera auch in ihrem sonstigen Verhalten ganz wesentlich von denjenigen unterscheiden, die man sonst gewöhnlich als „Protoplasma" zu bezeichnen pflegt. Ganz folgerichtig bezeichnete daher M. Heidenhain die „Interzellularsubstanzen" als „Metaplasma", da sie vom Protoplasma verschieden zwar von ihm abzuleiten, aber nicht mit demselben identisch seien. Er versucht möglichst scharfe Grenzlinien zu ziehen und betont daher vor allem die Unterschiede zwischen Proto- und Metaplasma. Während die lebende Substanz im gewöhnlichen Sinne des Wortes (Protoplasma) der Sitz der aktiveu Kräfte, der Wärmebildung und Bewegung, der Bildung besonderer und eigenartiger Stoffwechselprodukte ist, ausgezeichnet durch Irritabilität und Fortpflanzungs(Teilungs-)vermögen, als „lebendig" vor allem auch durch das Assimilationsvermögen charakterisiert, verhalten sich die „Metaplasmen" im Gegenteil mehr passiv; sie leisten als Stützgewebe Widerstand gegen Zug und Druck, Wärmebildung und Bewegung sind ihnen fremd, ihr intermediärer Stoffwechsel ist unbedeutend

(wenn überhaupt vorhanden. B.). Dagegen müsse man ihnen doch Erregbarkeit auf adäquate Reize (Zug, Druck) zuschreiben, auf die sie selbst antworten können (? B.), nicht erst auf Geheiss der Zellen. Entsprechend der geringen physiologischen Leistung ist ihr Stoffumsatz gering, daher der Molekularzustand ihrer Materie stabiler, was für eine Stützfunktion nur vorteilhaft erscheint. Dissimilationen sind auf ein Minimum beschränkt, Assimilationen geschehen nur zum Zweck des Wachstums, da die assimilierten Stoffe nicht als Quelle aktiver Energien wie Wärme und Bewegung dienen. Die Metaplasmen schlagen besondere Bahnen der Entwicklung ein, ohne sich wieder in Protoplasma zurückverwandeln zu können (M. Heidenhain). Jedem dieser Sätze könnte man ein Fragezeichen zusetzen, denn ein Beweis dafür steht völlig aus. Alle Veränderlichkeit und alle Veränderungen, die wir überhaupt festzustellen imstande sind, vollziehen sich nur unter dem Einfluss der lebendigen Bildungszellen oder überhaupt lebendiger Zellen, genau so wie bei Stärkekörnern oder Fetttropfen, und es ist mir kein Fall bekannt, wo mit Sicherheit eine autonome Tätigkeit solcher Plasmaprodukte nachgewiesen wäre. Die gegenteilige Annahme ist, ich möchte sagen, Glaubenssache und findet ihre Hauptstütze in gewissen Tatsachen der Morphologie, sowie vor allem auf pathologischem Gebiete. So verwischt Hansen, dem wir ausgezeichnete histologische Untersuchungen über Bindesubstanzen verdanken, vollkommen den Unterschied zwischen Zelle und Zellprodukt, indem er klar ausspricht, „dass eine prinzipielle theoretische, scharfe Sonderung der Bindegewebsgruppen in Zellen und Grundsubstanz“ sich nur auf künstlichem Wege aufstellen lässt. Er meint, „dass wir dasjenige des Knorpels, was wir gewöhnlich Knorpelzelle nennen, als ein Endoplasma zu betrachten haben, während die Grundsubstanz der echten hyalinen Knorpel eventuell als ein gemeinschaftliches und mit Bezug auf das Endoplasma mehr oder weniger selbständiges Ektoplasma aufzufassen sei“. Es seien daher auch „die sogenannten Grundsubstanzen als lebend zu betrachten, ebensowohl wie die Zellen, indem sie innerhalb gewisser Grenzen von den Zellen, dem Endoplasma, unabhängig formative Tätigkeit entfalten können“.

Zu einer solchen Auffassung wäre man sicherlich niemals ge-

langt, wenn nicht gewisse Ähnlichkeiten in der chemischen Zusammensetzung der „Grund-(Zwischen-)Substanzen tierischer Stützgewebe mit Eiweissstoffen bestünden. Freilich hat man dabei nicht genügend berücksichtigt, dass sich die Ähnlichkeit zwischen Eiweisskörpern und Albuminoiden lediglich auf die elementare Zusammensetzung und gewisse gemeinsame Reaktionen bezieht, während die sonstigen Eigenschaften gerade im Gegenteil die grösstmögliche Verschiedenheit aufweisen. Eine lebende Substanz ist als solche vor allem dadurch charakterisiert, dass sie einen Stoffwechsel hat (insbesondere assimiliert) und sozusagen im fortwährenden Flusse begriffen ist; ein ununterbrochener Strom von Stoffen ergiesst sich, wie es einmal ausgedrückt wurde, durch jedes Teilchen derselben, Leben und Beständigkeit schliessen sich aus. Nun sehen wir aber gerade das Gegenteil bei allen Stütz- und Skelettsubstanzen. Sie sind die beständigsten umwandelbarsten und daher auch widerstandsfähigsten Bestandteile eines Organismus. Gerade diese Eigenschaften sind es ja, die sie in so hohem Maasse befähigen, den Zwecken zu dienen, die zu erfüllen sie bestimmt sind. Trotz der Ähnlichkeit, die speziell die Albuminoide im chemischen Aufbau mit Eiweisskörpern besitzen, zeigen sie nichts von der grossen Labilität und Veränderlichkeit dieser, und erweisen sich selbst gegen die eingreifendsten physikalischen und chemischen Agentien in oft erstaunlichem Grade widerstandsfähig. Es sei nur daran erinnert, dass sie selbst Stoffen gegenüber, die im Lebensgetriebe vielleicht die allerwichtigste Rolle spielen (Fermente) sich oft unangreifbar oder wenigstens sehr schwer angreifbar verhalten. Dies gilt im gleichen von Zellulose, wie vom Chitin, Kollagen, Elastin, Keratin usw. Es erscheint daher schon von diesem Gesichtspunkte aus äusserst unwahrscheinlich, dass die spezifischen Bestandteile der Bindesubstanzen, auch wenn sie den Eiweissstoffen chemisch nahe stehen, im fertig entwickelten Zustand als „lebendig“ im Sinne des Protoplasmas bezeichnet werden können. Nehmen wir die fibrilläre Grundsubstanz des Bindegewebes, wie sie uns etwa in einer Sehne entgegentritt, so zeigt ja schon die äusserst geringe Blutversorgung (wie auch im Knorpel), dass die Stoffwechselvorgänge hier auf ein Minimum reduziert sind und sein müssen, und man wird meiner Ansicht nach weder den leimgebenden Fibrillen noch den mukoiden Zwischensubstanzen (im Knorpel dem Chondromukoid)

Leben in demselben Sinne zuschreiben können wie den Zellen. Damit soll aber freilich nicht gesagt sein, dass nicht die ständige Wechselbeziehung mit den letzteren eine conditio sine qua non für die Erhaltung der normalen physiologischen Eigenschaften jener Zellprodukte bildet, oder dass sie nicht trotz ihrer grossen Widerstandsfähigkeit unter dem Einfluss der lebenden Zellen tiefgreifende Veränderungen erfahren können. Sehen wir doch auch Zellulose, Kalk und sogar Kieselsäure unter solchen Umständen aufgelöst und chemisch verändert werden.

Von rein morphologischen Gesichtspunkten aus könnte man immerhin das Endosperm eines Palmensamens (Dattel, Steinnuss) mit tierischem Knorpel vergleichen; dennoch wird kein Botaniker in jenem Falle der Zellulose-„Grundsubstanz" ein Sonderleben zuschreiben wollen, obwohl sie genau wie die Knorpelgrundsubstanz unter dem Einfluss lebender Zellen die tiefgreifendsten Veränderungen, ja völlige Auflösung erfahren kann. (Keimung einerseits, Knochenbildung andrerseits.) Noch weniger aber wird es einem Botaniker einfallen, die aus Reservezellulosen bestehenden Verdickungsschichten als „Exoplasma" zu bezeichnen, da sie ja doch mit Plasma im chemischen Sinne auch nicht das geringste gemein haben. Berücksichtigt man daher, dass es sich in beiden Fällen um nichts anderes handelt, als um „Ausscheidungen" der Bildungszellen in Form von Verdickungsschichten, die in ihrer Gesamtheit die „Grundsubstanz" vorstellen, so erkennt man ohne weiteres, dass nur der besondere Umstand der chemischen Verschiedenheit des Zellproduktes den Anlass zu einer so grundverschiedenen Auffassung bilden konnte. Dazu kommt noch, dass, wie bereits Schaffer mit Recht hervorgehoben hat, der der Protozoenkunde entnommene Begriff des Endo- und Exoplasmas eine ganz klare und feste Bedeutung hat. Bei einer Amöbe etwa bedeutet Exoplasma die hyaline, etwas festere Grenzzone des flüssigeren, meist körnigen Endoplasmas. „Beide Substanzen bilden aber ein organisches Ganze, und kann das Exoplasma nicht als zusammenhängendes Häutchen isoliert werden, wie dies wohl bei der kapselartigen, eine Knorpelzelle unmittelbar umgebenden Grundsubstanzschicht der Fall ist." Als zum Plasmakörper einer Zelle gehörig darf man meiner Meinung nach nur das rechnen, was mit ihm dauernd in kontinuierlichem Zusammenhang steht und vor allem auch seiner chemischen Zu-

sammensetzung nach lebendiger Substanz entspricht. Beides gilt nun offenbar für Knorpelgrundsubstanz oder die kollagenen Fasern einer Sehne oder eines Knochens ebensowenig, wie für irgendwelche pflanzliche oder tierische Zellhüllen. Nächst dem Umstand, dass die Albuminoide unmittelbare Abkömmlinge von Eiweisskörpern darstellen und als solche mit denselben noch eine gewisse Ähnlichkeit haben, die schon oben ins richtige Licht gestellt wurde, war offenbar für Hansen und seine Anhänger auch noch die Tatsache mit bestimmend, dass gerade in der Knorpelgrundsubstanz sehr auffallende und leicht nachweisbare chemische Veränderungen, sowie intussuszeptionelle, von den Zellen anscheinend unabhängige Wachstumserscheinungen sich ungleich deutlicher, ich möchte sagen, aufdringlicher bemerkbar machen, als in irgendeinem anderen Falle. Die Knorpelgrundsubstanz ist vielleicht das geeigneteste Objekt, um die grosse Bedeutung dieses Wachtumsmodus zu erkennen, denn hier setzen sich die auf diesem Wege hervorgebrachten Veränderungen während einer ungleich längeren Zeit fort, als etwa bei Pflanzenzellmembranen. Sobald eine Pflanzenzelle die ihr naturgemäss zukommende Grösse erreicht hat, erlischt auch das Flächenwachstum ihrer Hülle, und alle weiteren Veränderungen beschränken sich nunmehr auf die Ablagerung von Verdickungsschichten durch appositionelles Wachstum. Die Zellen teilen sich dann nicht weiter, und ihr gegenseitiger Abstand bleibt von nun an unverändert, nur die Zellhöhle wird bei stärkerer Verdickung zunehmend kleiner. Ganz anders liegen die Verhältnisse beim Knorpel. Hier dauert die Zellvermehrung sehr lange fort, während gleichzeitig der jeder einzelnen Zelle zugehörige Bezirk der Grundsubstanz, der in jedem Sinn der Pflanzenzellmembran entspricht, fortdauernd an Masse zunimmt (wächst).

Die Zellen behalten im grossen und ganzen die gleiche Grösse bei, rücken aber immer weiter auseinander, je mehr Zwischensubstanz zur Ausbildung kommt. In den jugendlichen Stützgeweben liegen die Zellen näher beieinander und dominieren vor der Interzellularsubstanz (Hüllsubstanz, Sekret), in den älteren entfernen sie sich weit voneinander und treten gegenüber der letzteren mehr und mehr zurück.

Solange Zellen, wie im embryonalen Bindegewebe und Knorpel, nur durch verhältnismässig dünne Schichten geformter Sekrete

(Grundsubstanz) getrennt werden, lassen sich Veränderungen in der letzteren ohne besondere Schwierigkeit auf eine Einwirkung seitens der ersteren zurückführen, wie ja auch die junge Pflanzenzellmembran im unmittelbaren Zusammenhang mit dem Plasma „lebendig scheint“. Sehen wir aber bei Zunahme der abgesonderten Zwischen-(Grund-)Substanz Veränderungen derselben in weitem Abstande von den Zellen oder bei einseitiger Absonderung nach Art der Kutikularbildungen in „zellenfreien“ Schichten auftreten, dann gelangt man leicht zu der Vorstellung eines „autonomen Lebens“ des Zellproduktes. Gerade dieses sehen wir nun aber so oft bei tierischen Stützsubstanzen. Es ist für die Physiologie des Knorpelgewebes charakteristisch, dass für die zonale Anordnung der einzelnen chemisch verschiedenen Schichten der Zwischensubstanz nicht, wie bei der Bildung der Pflanzenzellmembranen (wenigstens in der übergrossen Zahl der Fälle) lediglich die periodische Abscheidung seitens der Zellen maassgebend ist, die ja auch beim Knorpel fraglos stattfindet, sondern es lässt sich hier ausserdem der Nachweis führen, „dass eine primär gegebene zonale Abwechselung in der zuletzt gebildeten Grundsubstanz oft relativ schnell schwindet, indem diese sich von der Zelle entfernt und während ihre Bestandteile sich fortwährend anders ordnen und lagern, womit sich zum Teil auch extrazellulare Neubildung kombiniert, mit den weiter von der Zelle gelegenen Partien in Verbindung tritt. Diese werden nun Sitz einer sekundären zonalen Anordnung, sowohl in tinktorieller, wie mehr oder weniger auch in struktureller Beziehung.“ (Hansen.) Es darf demnach mit Sicherheit behauptet werden, dass in der Knorpelgrundsubstanz auch nach ihrer Absonderung seitens der Zellen noch eingreifende chemische und sogar strukturelle Umwandlungen sich vollziehen, die ein Eigenleben vortäuschen, aber sicher keines sind, sondern, wie bei noch wachsenden Pflanzenzellmembranen lediglich auf der Wechselwirkung zwischen Zelle und Sekret beruhen, welches letztere zwar wandlungsfähig (plastisch), aber keineswegs „lebendig“ ist.

Nicht anders liegen die Dinge in jenem bekannten Falle, den zuerst v. Ebner näher untersuchte, wo es sich um eine Massenzunahme der bindegewebigen Grundsubstanz (Zunahme der Zahl und Länge der kollagenen Fibrillen in den Chordascheiden der Fische) in Schichten handelt, die von den ursprünglichen, in einschichtiger Lage

vorhandenen Bildungszellen so weit abliegen, dass ein direkter Einfluss der letzeren nicht wohl angenommen werden kann.

Es bleiben nur zwei Möglichkeiten der Erklärung. Entweder man müsste nach Analogie der von Wiesner seinerzeit für die Zellhaut der Pflanzen entwickelten Vorstellung annehmen, dass lebendiges Plasma sich sozusagen in feinster Verteilung auch noch in den älteren Schichten des Absonderungsproduktes vorfindet, eine Vorstellung, die ich keineswegs ganz von der Hand weisen möchte, und der sich auch Schuberg[1]) und manche Pathologen nähern. Der erstere vertritt die Meinung, dass bei dem Wachstum der Bindegewebsfaserbündel im Corium tatsächlich eine „Apposition" in Frage kommt, wobei das Wachstum nicht auf einen selbständigen Lebensvorgang der kollagenen Elemente selbst beruht, also kein autonomes ist, sondern, dass es der Tätigkeit und Umbildung lebenden, in Zellen organisierten Plasmas seinen Ursprung verdankt. Er macht geltend, dass das Corium auch in frühen Jugendstadien, wo es noch keine „Zellen" einschliesst, doch „erhebliche Mengen echten Protoplasmas" enthält, so dass „keine Schwierigkeit besteht, sich ein späteres Wachstum der kollagenen Substanz auf seine Kosten vorzustellen, und dass vor allem nichts dazu zwingt, aus dem Mangel lebenden zelligen Plasmas auf ein autonomes Wachstum der Interzellularsubstanz zu schliessen." Wenn es nun auch richtig sein mag, dass das Corium unter Umständen schon in frühen Entwicklungsstadien Plasma in Form von Zellausläufern enthält, so ist dies doch anderwärts und namentlich in der Grundsubstanz des Hyalinknorpels sicher nicht der Fall, wenn man von einzelnen Ausnahmen, wo mehr oder weniger reich verästelte Zellen vorkommen, absieht (Knorpel von Cephalopoden und Selachiern). Schuberg ist freilich der gegenteiligen Ansicht und glaubt, „dass in noch wachsenden Teilen (des Knorpels) mehr lebendes Plasma vorhanden sei, als gewöhnlich angenommen wird." Da dies aber nicht nur nicht bewiesen, sondern höchst unwahrscheinlich ist, so bleibt, da einerseits die Zellen auf die Zufuhr von Nährstoffen angewiesen sind, andererseits aber auch die Grund-

1) A. Schuberg, Beiträge zur vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Lederhaut der Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 90 S. 56. 1908.

substanz, wenn sie in ihrer Integrität erhalten bleiben oder sich verändern und wachsen soll, Material von irgendwoher zugeführt erhalten muss, auch keineswegs als unabhängig von ihren Bildungszellen gelten kann, keine andere Möglichkeit übrig, als sich die Grundsubstanz beständig von gelösten Stoffen mannigfacher Art durchsetzt zu denken, die teils von aussen, teils von den Zellen stammen, also teils auf dem Resorptions-, teils auf dem Sekretionswege sich befinden. Ohne hier auf die Frage näher einzugehen, wie sich der Flüssigkeitsaustausch in der Grundsubstanz vollzieht, jedenfalls werden die Bahnen, auf welchen gelöste Stoffe zu den Zellen hingelangen, dieselben sein, wie diejenigen, auf denen sich umgekehrt Stoffe (Sekrete) von den Zellen aus weiter verbreiten und so zu einer Massenzunahme oder zu chemischen Veränderungen der Grundsubstanz führen. Im Hinblick auf die früher erwähnte Neubildung von kollagenen Fibrillen im zellenfreien Bindegewebe der Chordascheiden müsste man sich dann vorstellen, dass die vorhandenen Zellen fortdauernd neues gelöstes Bildungsmaterial („Praekollagen") nachliefern, aus dem sich dann unter dem Einfluss der schon bestimmt gelagerten Fibrillen in gleicher Orientierung neue bilden. Darf man es doch für sehr wahrscheinlich halten, dass kollagene Fibrillen, wenn nicht ausschliesslich, so doch zum grossen Teil ausserhalb des Zellkörpers zunächst allerdings dicht an der Oberfläche desselben in einem ursprünglich homogenen kolloidalen Sekret in ähnlicher Weise entstehen, wie sich bei der Blutgerinnung Fibrinfäden ausscheiden. Auf die Beziehungen dieses letzteren Vorganges zu Kristallisationsprozessen wurde schon früher hingewiesen. In diesem Sinne steht demnach die Neubildung kollagener Fibrillen auch dann noch unter dem Einfluss der Zellen, wenn sie sich in weitem Abstande von diesen vollzieht. „Dieser Einfluss kann aber, wie Schaffer bemerkt, in solchen Fällen nur eine Art Fernwirkung sein, indem die Zellen durch einen Sekretionsvorgang, den wir mikroskopisch bis jetzt noch nicht verfolgen können, das Material zum Auf- und Anbau einer Grundsubstanz liefern."

Fasst man alles zusammen, was hier nur kurz angedeutet werden konnte, so dürfte wohl kaum noch ein Zweifel bestehen, dass Leben, soweit wir heute wissen, nur jenen rätselvollen Substanzgemischen zukommt, die wir Protoplasma nennen, deren spezifische Verschiedenheit der Mannigfaltigkeit des Lebendigen entspricht. Nach unserem der-

zeitigen Wissen gibt es keine einheitliche chemische Substanz, an welche „Leben“ geknüpft erscheint, vielmehr finden wir im Pflanzen- und Tierreich ausnahmslos Gemische hochkomplizierter Eiweissverbindungen im Verein mit verschiedenen anderen organischen und anorganischen Substanzen als Träger des Lebens. Das Rätsel des Lebens liegt, wie man wohl sagen darf, im Chemismus, das will heissen, in der vorläufig noch ganz unklaren Wechselwirkung der einzelnen Bestandteile des „Protoplasmas“ begründet, und es erscheint daher ausgeschlossen, dass eine chemische Substanz an und für sich lebendig sein könne. Nichts Geringeres wird aber behauptet, wenn man eine aus „Kollagen“ bestehende Fibrille für lebendig erklärt, und da auch die Knorpel- und Knochen-Grundsubstanz im wesentlichen aus solchen Fibrillen sich aufbaut, die mehr oder weniger reichliche Zwischensubstanz (Mucin usw.) ihrer chemischen Zusammensetzung nach aber unmöglich als „lebendig“ gelten kann, so erscheint es kaum begreiflich, wie sich die gegenteilige Auffassung bis auf den heutigen Tag erhalten konnte, ja geradezu für selbstverständlich gehalten wurde.

Untersuchungen über die Muskelstarre[1]).

Von

W. Baumann,
Assistenzarzt der Reserve in Tübingen.

(Mit 7 Textfiguren.)

A. Geschichtliches.

Schon seit geraumer Zeit arbeiten die Physiologen an der Erforschung und Erklärung der postmortalen Vorgänge im Muskel, die unter dem Ausdruck „Totenstarre" zusammengefasst werden.

Nysten[2]) als erster stellte eine vitalistische Theorie auf und bezeichnet die Totenstarre als letzte Lebensäusserung des absterbenden Muskels. Ihm gegenüber gibt Sommer[3]) eine rein physikalische Erklärung. Er leitet die Starre von einer physischen (nicht organischen) Kontraktilität der Muskeln ab, denn er sagt, das Phänomen tritt dann ein, wenn alle Lebenserscheinungen sich vermindert haben. Eine ähnliche Kontraktilität zeige sich nach dem Tode auch in nicht muskulösen Teilen, in der Haut, dem Zellengewebe usw.

Auf Grund seiner Versuche kommt Kussmaul[4]) zu dem Ergebnis, dass die Totenstarre auf einer Veränderung der elastischen Qualität beruht und im engsten Zusammenhang steht mit der Gerinnung des von Kühne[5]) 1858 erstmals dargestellten Myosins. Auch ist ihm schon

1) Im Jahre 1913 wurde von der medizinischen Fakultät in Tübingen als Preisaufgabe der Carl-Faber-Stiftung folgende Aufgabe gestellt: Es soll unter Berücksichtigung der einschlägigen Literatur an verschiedenen Muskeln von Warm- und Kaltblütern untersucht werden, wie verschiedene Agentien, wie Spannung der Muskeln, Temperatur, chemische Stoffe, zum Beispiel Chloroform und andere, auf die Entwicklung der Totenstarre einwirken. Die erhaltenen Ergebnisse sind soweit wie möglich durch Kurven zu belegen. — Obige Arbeit ist die gekürzte Wiedergabe der von mir gelösten Preisarbeit, deren endgültige Abfassung durch den Krieg, an dem ich als Assistenzarzt teilnahm, bedeutend erschwert wurde. W. Baumann.

2) Nysten, Recherches de physiologie et de chimie pathologique. Paris 1811.

3) Sommer, Andreas Gartner, De signis mortem hominis absolutam ante putredinis accessum indicantibus. Kopenhagen 1833.

4) Kussmaul, Über die Totenstarre. Vierteljahrsschrift für die praktische Medizin Nr. 50. Prag 1856.

5) Kühne und Chittenden, Myosin und Myosinosen. Zeitschr. f. Biol. von Voit. Neue Folge Bd. 7. 1889.

der grosse Einfluss des Sauerstoffs auf den Verlauf der Starre bekannt. Dafür jedoch, dass neben Gerinnungsvorgängen physiologische Prozesse wesentlich im Spiele sind, sprechen verschiedene Versuche von Klingenbiehl[1]). Den Einfluss des Nervensystems auf die Totenstarre untersuchte Bierfreund[2]). Hierbei stellte er fest, dass bei Aufhebung des nervösen Einflusses auf den Muskel sämtliche Starrevorgänge gehemmt und vermindert werden. Wesentlich ist an seinen Beobachtungen die Untersuchung physiologisch differenter Muskeln. Bei roten und weissen Kaninchenmuskeln stellte er fest, dass die Starre im roten Muskel viel später beginnt als im weissen, und in ihrer Gesamtdauer und Intensität verschieden ist. Gestützt auf frühere Mitteilungen v. Grützner's weist er das analoge Verhalten der Muskeln nach bei Kontraktion und Totenstarre. In gleichem Sinne stellte unter v. Grützner's Leitung Bonhöffer[3]) Versuche an mit flinken Temporarienmuskeln und trägen Krötenmuskeln. Letztere übertreffen zwar in der Verkürzung die ersteren um ein beträchtliches, zeigen aber einen viel langsameren Verlauf sämtlicher Starreerscheinungen. Versuche über die zeitlichen Unterschiede im Eintritt der Starre bei den verschiedenen Muskelgruppen hat Langendorff[4]) angestellt. Eine Zusammenfassung und Ergänzung der bisherigen Ergebnisse veröffentlichte Nagel[5]). Er berichtet namentlich über die grosse individuelle Verschiedenheit der Gattungen sowohl als der einzelnen Versuchstiere. Auch untersuchte er meist bei Temperaturen von 36—40° C. Bemerkenswert ist seine Beobachtung, dass die dem Starreeintritt häufig vorangehenden Muskelzuckungen bei kurarisierten Tieren durchweg fehlen. Ferner hat er verschiedentlich Senkungen der Kurven beobachtet, die einen treppenartigen Anstieg der Kurven hervorriefen, was er auf die verschiedenartige Zusammensetzung des Muskels in der Anzahl der dünn- und dickfaserigen Muskelpartien zurückführt.

Eine sehr ausführliche Übersicht mit zahlreichen Literaturangaben findet sich bei v. Fürth[6]). Deutlich tritt nunmehr die Unterscheidung von zwei Arten von Muskelstarre hervor. Die physiologische Totenstarre und die meisten Formen chemischer Starre fasst v. Fürth als Quellungsvorgang auf. Eine im Prinzip hiervon verschiedene Starre ist diejenige, welche durch Wärme erzeugt wird. Zu ähnlichen Ergebnissen kommt Halliburton[7]), da er, wie v. Fürth, die Gerinnungs-

---

1) Klingenbiehl, Untersuchungen über die Muskelstarre. Inaug.-Diss. Halle 1887.

2) Bierfreund, Untersuchungen über die Totenstarre. Pflüger's Arch. Bd. 43. 1888.

3) Bonhöffer, Über einige Eigenschaften dünn- und dickfaseriger Muskeln bei Amphibien. Pflüger's Arch. Bd. 47. 1891.

4) Langendorff, Zur Kenntnis der Muskelstarre. Pflüger's Arch. Bd. 55. 1894.

5) Nagel, Experimentelle Untersuchungen über die Totenstarre bei Kaltblütern. Pflüger's Arch. Bd. 58. 1894.

6) v. Fürth, Probleme der physiol. und pathol. Chemie. 1912/13.

7) Halliburton, On muscle plasma. Journ. of Physiol. vol. 8. 1888.

verhältnisse der beiden Muskeleiweisskörper Myosin und Myogen bezüglich der Temperatur und Säurefällung untersucht hat. Folin[1]) wies nun auch im Einklang mit diesen in frischen und kältestarren Muskeln annähernd die gleichen Mengen an koagulablem Eiweiss nach.

In einer ganzen Reihe von Veröffentlichungen hat Fletcher[2]) die Muskelstarre behandelt. Wichtig ist seine auch von Winterstein[3]) bestätigte Angabe, dass bei Sauerstoffüberdruck die Starre nicht eintritt, und, falls sie schon eingesetzt hat, sofort unterbrochen wird. Dies führt er auf die hierdurch sehr stark beeinflusste postmortale Milchsäurebildung zurück.

Gestützt auf Spiro's[4]) und Overton's[5]) Arbeiten, hat Meigs[6]) die Wasserverhältnisse des Muskels in den verschiedenen Abschnitten nach dem Tode untersucht. Er spricht sich dahin aus, dass die nach dem Tode auftretende Verkürzung auf einer durch Milchsäurebildung bewirkten und durch die Zerstörung der semipermeablen Membranen ermöglichten Wasserverschiebung im Muskel beruht, die den Verhältnissen bei der Muskelkontraktion analog ist.

Eine einleuchtende Erklärung des gesamten Starreverlaufs, namentlich auch der Lösung, geben v. Fürth und Lenk[7]). Nach ihnen wäre die Starre nicht, wie die bisherige Anschauung war, als ein Gerinnungsphänomen zu deuten, sondern vielmehr als Quellungserscheinung. Dagegen soll die Lösung der Starre, die Verlängerung des Muskels, hervorgerufen werden durch die Entquellung des Muskels. Diese Entquellung fällt zusammen mit der durch vermehrte postmortale Milchsäurebildung bewirkten Gerinnung der Muskeleiweisskörper. Bei diesem Vorgang werden die Eiweissgruppen kolloidaler Natur, das kolloidale System des Muskels, wie sich die beiden Forscher ausdrücken, zerstört, und gerade an dieses soll das Quellungsvermögen gebunden sein. In Muskeln, in denen die physiologische Totenstarre abgelaufen ist, rufen deshalb auch Substanzen, die die Gerinnung befördern, wie Rhodansalze, keine Verkürzung mehr hervor, trotzdem noch viel gerinnungsfähiges Material vorhanden ist. Nur durch starkes Erhöhen der Temperatur können diese Eiweissfraktionen noch gefällt werden. Da

---

1) Folin, On rigor mortis. Americ. Journ. of Physiol. vol. 9. 1903.

2) Fletcher, The survival respiration of muscle. Journ. of Physiol. vol. 23. 1898; vol. 28. 1902; vol. 30. 1904; vol. 35. 1907.

3) Winterstein, Über die physiologische Natur der Totenstarre. Pflüger's Arch. Bd. 120. 1907.

4) Spiro, Die Fällung von Kolloiden. Beiträge zur chem. Physiol. u. Pathol. v. Hofmeister Bd. 5. 1904.

5) Overton, Beiträge zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie. II. Mitteilung Pflüger's Arch. Bd. 92. III. Mitteilung Pflüger's Arch. Bd. 105. 1904.

6) Meigs, The effect of distillet water usw. Americ. Journ. of Physiol. vol. 36. 1910.

7) v. Fürth und Lenk, Die Bedeutung von Quellungs- und Entquellungsvorgängen für den Eintritt und die Lösung der Totenstarre. Biochem. Zeitschr. Bd. 33. 1911.

Muskelanstrengung mit vermehrter Milchsäurebildung einhergeht, diese aber eine Wasserverschiebung, das heisst Quellung im Muskel herbeiführt, liesse sich die Tatsache erklären, dass ermüdete Muskeln schneller erstarren als frische. Ebenso wäre auch der befördernde Einfluss des Nervensystems geklärt, da, wie v. Eiselsberg gezeigt hat, die Nervendurchschneidung eine Hemmung der Milchsäurebildung bewirkt. Dasselbe ist nach Fletcher und Winterstein bei hochgespannter Sauerstoffatmosphäre der Fall.

Danach wäre also das Wesen der Totenstarre darin zu finden, dass es sich bei ihr um eine Verkürzung handelt, die durch eine durch Milchsäurebildung hervorgerufene Quellung des Muskels bewirkt wird. Dieser Vergang ist aber nur bei erhaltener biologischer Struktur des kolloidalen Systems im Muskel möglich. Jede Art von Gerinnung zerstört dasselbe, wirkt also starrrehindernd bzw. starrelösend.

B. Eigene Versuche.

Von den Kaltblütern erwies sich weitaus am geeignetsten für meine Versuche die Rana temporaria. Neben der grossen individuellen Verschiedenheit in der Reaktion kann nicht genügend betont werden, dass allergrösste Sorgfalt bei der Präparation und Behandlung der Muskeln unumgänglich nötig ist, um störende Reizerscheinungen zu vermeiden. Auf diese beiden Punkte hat neben anderen besonders Nagel hingewiesen.

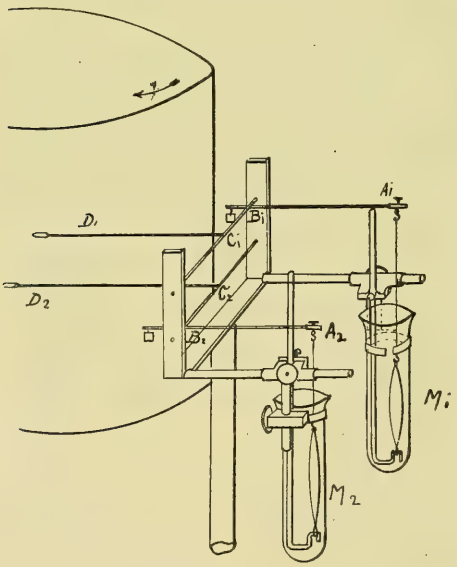


Fig. 1. Zweifaches Myographion, in dem Versuchsmuskel M_1 und Kontrollmuskel M_2 an Glasstäben aufgehängt sind. A_1, B_1, C_1, D_1 = Hebelübertragung des Versuchsmuskels M_1. A_2, B_2, C_2, D_2 dasselbe für den Kontrollmuskel M_2.

Je nach der Form, in der die Reagentien auf den absterbenden Muskel einwirken sollten, war derselbe befestigt in feuchter Kammer oder in einem kleinen Glaszylinder, der die Flüssigkeit — es handelte sich um Locke'sche Lösung, der jeweils das Agens zugeführt wurde — aufnahm. Diese Anordnung stand in Verbindung mit einem zwei- bzw. vierfachen Myographion. Die Aufzeichnung der Kurven

erfolgte auf rotierende, berusste Zylinder, von denen der eine in der Stunde je nach der gewählten Übersetzung um 4 bzw. 7 mm vorrückte, während der andere, dem Pfeffer'schen Registrierapparat angehörend, durch elektrischen Kontakt alle Stunden um 2 mm vorgerückt wurde (siehe Fig. 1).

Als Versuchsmuskeln kamen in Betracht Sartorius, Biceps und Semitendinosus bei den Kaltblütern; bei den Warmblütern — es handelte sich vorwiegend um Kaninchen und Katzen — kam des anatomischen Baues wegen meist Gastrocnemius, Soleus, Peronaeus longus und Tibialis anticus in Frage. Die Muskeln der einen Extremität wurden zu den Versuchen verwandt, die der anderen als Kontrollmuskeln.

I. Wirkung chemischer Substanzen auf die Totenstarre.

1. Chloroform und Äther.

Angaben über die Wirkung dieser beiden Stoffe finden sich hauptsächlich bei Kussmaul, Klingenbiehl, Bierfreund und v. Fürth. Die von diesen Forschern gefundenen Ergebnisse konnte ich fast alle bestätigen und in Einzelheiten ergänzen.

Meine Versuche zeigten, dass Chloroform und Äther in flüssiger oder Dampfform alle Erscheinungen der Totenstarre beschleunigen bzw. verstärken. Dabei besteht zwischen Konzentration und Wirkung ein direktes Verhältnis. Bringt man Froschmuskeln in eine 0,5 %ige Chloroformlösung, so verkürzen sie sich augenblicklich. Ein Unterschied ist hierbei zwischen normalen, ermüdeten und kurarisierten Muskeln nicht zu beachten. Doch schon bei 0,2 % Chloroform, in welcher Lösung die Ausbildung der Starre unter sonst normalen Verhältnissen $^1/_2$—$1^1/_2$ Stunden in Anspruch nimmt, lässt sich deutlich ersehen, dass die hemmende Wirkung des Curare auch in der Chloroformstarre zutage tritt, wie auch umgekehrt die vorher ermüdeten und lebhaft gereizten Muskeln, zum Beispiel bei Tieren, die nach Strychninkrämpfen verendet sind, auch im Chloroform eine wesentlich schnellere Abwicklung der Erscheinungen erkennen lassen.

Die untere Grenze für die Wirksamkeit des Chloroforms dürfte zwischen 0,1 und 0,05 % liegen. Bei ersterer Konzentration ist die Beschleunigung regelmässig eingetreten, bei letzterer nur noch in einzelnen Fällen. In allen Fällen jedoch ist die Starre in den mit Chloroform behandelten Muskeln viel stärker ausgebildet. Versuche dieser Art haben gezeigt, dass bei einer Konzentration von $^1/_2$ % Chloroform die Starre augenblicklich eintritt, so dass Einflüsse, die den

Verlauf der Totenstarre fördern oder hemmen, nicht in Erscheinung treten. Die beschleunigende Wirkung liegt in einer Breite von 0,05—0,2 %. Die absolute Menge der Chloroformlösung spielt hierbei keine Rolle, da Muskeln, die in 20 ccm einer $^1/_{10}$ %igen Lösung erstarrten, keinen Unterschied zeigten von solchen in 100 ccm derselben Lösung.

Ist die durch das Chloroform in oben erwähnten Konzentrationen bedingte Starre ausgebildet, so hält sie sehr lange an. Durch stärkere Gaben von Chloroform bis 50 % lässt sich keine weitere Verkürzung erzielen, dagegen tritt beim langsamen Erwärmen bei 53° C. in den Chloroform- und den Kontrollmuskeln in Locke'scher Lösung eine spontane, durch Eiweissgerinnung hervorgerufene Maximalverkürzung ein, so dass der nach dieser zweiten Verkürzung in beiden Muskeln erreichte Gesamtverkürzungswert in beiden derselbe ist. Diese Erscheinungen dürften dafür sprechen, dass die Wirkung des Chloroforms nicht rein chemisch oder physikalisch ist. Gegen die Annahme, dass es sich um Gerinnungsprozesse handelt, spricht die starke Ausbildung der Wärmestarre in den Chloroformmuskeln, die sicher auf Eiweissgerinnung beruht.

Ganz analog verhalten sich die Muskeln von Warmblütern, von denen ich Kaninchen und Katzen untersucht habe. Deutlich ist auch bei den durch Chloroformgaben viel schneller erstarrenden Muskeln der Unterschied im Starreverlauf zwischen roten und weissen Muskeln zu erkennen.

Versuche mit Chloroformdampf in der feuchten Kammer gaben ähnliche Resultate. Hierbei hat sich gezeigt, dass die Wirkung des Chloroforms etwa um das Vier- bis Fünffache schneller auftritt als bei Äther, der im übrigen dieselben Eigenschaften aufweist wie das Chloroform.

Das Ergebnis der Versuche lässt sich hiernach in folgendem zusammenfassen:

Chloroform und in ähnlicher Weise Äther wirkt auf die kontraktile Substanz im Sinne einer Beförderung der Starre ein. Die untere Schwelle für die beschleunigende Wirkung liegt bei 0,05 %. Lösung der Starre habe ich nicht beobachtet. Nach einigen Tagen trat in manchen Fällen unter deutlichen Zerfallserscheinungen eine Dehnung der Muskeln ein.

Die Beschleunigung der Starre ist eine dreifache: erstens das der Verkürzung vorausgehende Stadium wird abgekürzt, zweitens der

Verlauf des Verkürzungsprozesses beschleunigt, und drittens die Verkürzungsgrösse selbst entschieden erhöht (siehe Kurve Fig. 2).

Über die Frage der Spezifität der Chloroformwirkung lässt sich nichts absolut Sicheres sagen. Bestimmt nachgewiesen habe ich, dass die die Starre beschleunigenden Faktoren, namentlich kleinste Säuregaben, sich zur Wirkung des Chloroforms addieren. Bei neun Muskeln, die ich in alkalischer Lösung mit Chloroform behandelte, blieb bei zweien jegliche Verkürzung aus, während die übrigen sieben vollständig atypisch verliefen. Die rasche Lösung der Verkürzung war aber allen in stark alkalischer Lösung mit Chloroform behandelten Muskeln gemeinsam.

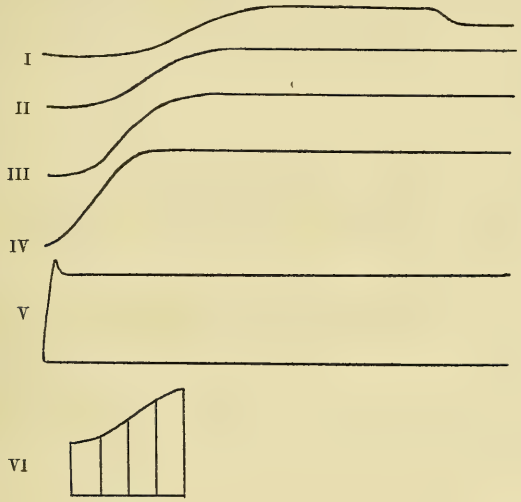


Fig 2. *I* stellt die Kurve eines normalen in Locke'scher Lösung erstarrenden Froschgastrocnemius dar. *II—V* die durch verschiedene Chloroformlösungen hervorgerufenen Veränderungen der Starre, und zwar *II* bei $^1/_{20}$ %, *III* bei $^1/_{10}$ %, *IV* bei $^1/_5$ % und *V* bei $^1/_2$ %. Kurve *VI* stellt die Verkürzungen der Kurven *I—V* zusammen und zeigt die Zunahme der Verkürzung bei Erhöhung der Chloroformkonzentration. 1 mm = 1 Stunde ist als Zeitmesser zu setzen.

Die Warmblütermuskeln zeigen ein analoges Verhalten dem Chloroform gegenüber. Die Wirkungsbreite scheint etwas kleiner zu sein und zwischen 0,2 und 0,4 % zu liegen.

2. Alkohol.

Die Untersuchungen über die Alkoholwirkung wurden angestellt mit Methyl- und Äthylalkohol. Den beschleunigenden Einfluss auf den Beginn und Verlauf der Starre, den diese beiden Alkohole ausüben, konnte ich nachweisen, indem ich die Muskeln in alkoholischen

Lösungen aufhängte oder bei lebendem Versuchstier die eine Extremität mit der betreffenden alkoholischen Lösung durchspülte. Ein Auszug aus einem Versuchsprotokoll möge die Wirkung der Alkohole beleuchten.

Versuch.

Mittelkräftige weibliche Temporarie. Präparation der Mi. Sartorii, Bicipites und Semitendinosi. Die Kontrollmuskeln der einen Extremität in Locke'scher Lösung weisen gleichmässigen Starreverlauf auf. Beginn ziemlich zu gleicher Zeit in der 15. Stunde. Maximum der Verkürzung nach 4—6 Stunden erreicht. Innerhalb 48 Stunden keine Lösung. Sartorius in 10 %iger Äthylalkohollösung zeigt spontane Verkürzung, nach $2^1/_2$ Stunden tritt noch eine zweite geringe, 40 Minuten andauernde Verkürzung ein. Der Biceps in 5 % beginnt sich nach $1^1/_2$ Stunden deutlich zu verkürzen. Das Maximum ist erreicht nach 12 Stunden. Der Semitendinosus in 1 %iger Äthylalkohollösung verkürzt sich kontinuierlich.

Auffallend an den Kurven solcher Versuche ist, dass trotz zeitlicher Beschleunigung keine Erhöhung der Intensität eingetreten ist, die Kontrollmuskeln vielmehr einen höheren Grad von Verkürzung aufweisen. Der Unterschied ist bei der stärksten Alkoholkonzentration am bedeutendsten. Ganz ebenso verhielten sich auch die Muskeln bei Versuchen mit Methylalkohol. Ein Versuch mit einem weiblichen Kaninchen sei der Vollständigkeit halber noch angeführt.

I. Peronaeus longus weiss in 2 %iger Methylalkohollösung,
II. „ „ „ „ Locke'scher Lösung,
III. Soleus rot . . . . . „ 2 %iger Äthylalkohollösung,
IV. „ „ . . . . . „ Locke'scher Lösung,
V. Semitendinosus gemischt „ 2 %iger Methylalkohollösung,
VI. „ „ „ 2 %iger Äthylalkohollösung.

In sämtlichen Muskeln beginnt sofort eine ganz allmählich fortschreitende Verkürzung, die ihr Maximum erreicht bei dem weissen Peronaeus I nach 6, bei dessen Kontrollmuskel II nach 8.5, bei dem roten Soleus III nach 10, IV nach 14, bei dem gemischten Semitendinosus V nach 9 und VI nach 8 Stunden. Zwischen den Alkohol- und den Kontrollmuskeln ist hinsichtlich der Verkürzungsgrösse kein deutlicher Unterschied wahrzunehmen.

Nach 48 Stunden wird I—IV in $1^1/_2$ Minuten von 4 ° C. auf 20 ° C. erwärmt: geringe Verkürzung. Von 20—30 ° C. keine weitere Verkürzung. Bei 61 ° C. starke Trübung der Flüssigkeit, bei 71 ° C. ganz plötzliche maximale Verkürzung. Flockige Ausfällung der Flüssigkeit.

Zu V und VI nach 48 Stunden je 1 ccm konzentrierte Schwefelsäure auf 25 ccm Flüssigkeit. Geringe Verkürzung. Nach 3 Stunden Erwärmen, bei 78 ° C. Eintritt der Wärmestarre.

Das Eigentümliche dieses Versuchs, den eine Reihe ähnlicher ergänzen, ist der grosse Unterschied zwischen den weissen Muskeln (Peronaeus longus) und den roten (Soleus), der sich auch in der durch Alkohole modifizierten Form der Starre kenntlich macht in der Weise, dass im roten Muskel die Starre später einsetzt, sich aber stärker ausbildet als im weissen.

Im allgemeinen kann wohl als sicher festgestellt gelten, dass der Alkohol sowohl Beginn als Ablauf der Totenstarre bei Warm- und Kaltblütern beschleunigt. Die Breite der wirksamen Dosis, bei der ein Unterschied im Verlauf der Starre zu konstatieren ist, liegt zwischen 1 und 5 % für Methyl- und Äthylalkohol, wobei die grössere Wirksamkeit des letzteren nicht zu verkennen ist. In der Mehrzahl der Fälle konnte ich beobachten, dass die Intensität der Gesamtverkürzung unter dem Einfluss des Alkohols leidet, wie die nachstende Kurve zeigt (s. Fig. 3).

Fig. 3. *I* Starrekurve eines normalen Froschmuskels. *II* Starrekurve desselben Muskels bei mässiger Alkoholgabe (2—3 % ige Lösung). Zeit: 2 mm = 1 Stunde.

3. Alkalien.

Zur Untersuchung gelangten Ammoniak, Natronlauge und Kalilauge, ersteres in Dampf- und in flüssiger Form.

Zunächst ist ganz allgemein zu bemerken, dass in stärkerer alkalischer Lösung eine Ausbildung der Totenstarre nicht eintritt; in sehr vielen Fällen ist sogar eine deutliche Dehnung der Muskeln nachzuweisen. Einige Versuche mögen dies beleuchten.

Versuch.

Während die Kontrollmuskeln in der 13. Stunde nach dem Einhängen in Locke'scher Lösung mit der Verkürzung beginnen, die dann nach $2^1/_2$ Stunden vollendet ist, zeigen die drei Muskeln in Ammoniaklösung, und zwar Sartorius in 1 %, Biceps in $^1/_{10}$ % und Semitendinosus in $^1/_{50}$ % deutlich eine Verlängerung, nachdem anfänglich, wohl infolge des chemischen Reizes, noch ein Reizzustand mit Einzelkontraktionen der Muskeln hervorgerufen wurde. Die Dehnung ist den

Konzentrationen direkt proportional. Der Endbefund nach 48 Stunden war auffallend in der Hinsicht, dass in den Kontrollgläschen die Flüssigkeit, wie die Regel ist, stark getrübt war, wohl eine Folge des während der Verkürzung ausgepressten Muskelserums. Im Ammoniak war bei ausgebliebener Verkürzung keine Trübung der Flüssigkeit zu beobachten. Die Muskeln selbst waren bräunlich durchscheinend und in der Längsrichtung sehr leicht aufzufasern, während die Kontrollmuskeln den normalen Befund milchig trüber Verfärbung und grosser Brüchigkeit boten.

Bei Natronlauge verwandte ich Konzentrationen von 0,04—0,5 normal NaOH, wobei ich statt destillierten Wassers physiologische Kochsalzlösung als Lösungsmittel verwandte. Hierbei ergab sich, dass in $\frac{n}{2} - \frac{n}{50}$ NaOH die Muskeln augenblicklich abstarben, manchmal unter tetanischen Erscheinungen, die sich jedoch stets wieder lösten. Ging ich mit den Konzentrationen noch tiefer, so blieben diese Verkürzungen aus. Die Muskeln in $\frac{n}{100}$, $\frac{n}{200}$, $\frac{n}{250}$ NaOH zeigen deutlich Verlängerung und nur Spuren von Trübung der Flüssigkeit. Die Kontrollmuskeln von denselben Tieren erstarrten normal.

Die Warmblüter liessen bei Natronlage dasselbe beobachten.

Bei Katzen und Kaninchen prüfte ich den Einfluss der Kalilauge. Hier waren die Resultate nicht ganz eindeutig. Immerhin liess sich mit ziemlicher Sicherheit feststellen, dass die hemmende Kraft der Kalilauge grösser ist als die der Natronlauge. Dass durch die alkalische Lösung die Koagulationsfähigkeit nicht beeinträchtigt wird, wird bewiesen durch den bei 53° C. prompt erfolgenden Eintritt der Wärmestarre, wobei sämtliche Muskeln dieselbe Gesamtverkürzung aufweisen.

4. Säuren.

Bei den Säuren konnte ich die früheren Untersuchungen vollauf bestätigen. Die Wirkung ist, wie beim Chloroform schon ausgeführt ist, eine dreifach beschleunigte: Beginn und Dauer der Verkürzung wird beschleunigt und diese selbst vergrössert.

Für Kaltblüter liegt die untere Grenze etwa bei $\frac{n}{300}$ Salzsäure und $\frac{n}{300}$ Essigsäure. Als Beispiel diene folgender Versuch, der den Unterschied der beiden Säuren in ihrer Wirkung sehr gut ersehen lässt. Beide sind in $\frac{n}{50}$ angewandt.

Versuche.

Während der Salzsäuremuskel sich blitzartig maximal verkürzt und in diesem Zustand verharrt, erreicht der in Essigsäure aufgehängte Muskel erst nach 15—20 Minuten denselben Zustand.

Die Salzsäuremuskeln waren nach 72 Stunden glasig, gallertig aufgetrieben und rissen bei 5 g Belastung ab; die Essigsäuremuskeln dick, mattweiss glänzend und rissen bei einer Belastung von 7—12 g ab.

Ähnlich verliefen die Versuche mit Katzen- und Kaninchenmuskeln.

Die wirksamen Säurekonzentrationen sind dieselben wie beim Kaltblüter. Für Phosphorsäure und Schwefelsäure sind ähnliche Werte massgebend wie bei der Salzsäure.

5. Kombination von Säuren und Laugen.

Genauen Aufschluss über die Wirksamkeit der Laugen gaben mir eine Anzahl kombinierter Versuche. Einwandfrei feststellen liess sich, dass die Wärmestarre durch Absterben des Muskels in einer alkalischen Lösung nicht beeinflusst wird. Sowohl in der Temperatur, die notwendig ist, um die Wärmestarre zu bewirken, als in der Gesamtverkürzung ist kein Unterschied zu bemerken zwischen Muskeln, in denen die physiologische Totenstarre ausgebildet ist, und solchen, bei denen Alkaligaben die Ausbildung derselben verhindert haben. Die Wechselwirkung von Säure und Alkali liess sich ebenfalls in verschiedenen Versuchen zur Darstellung bringen. So seien angeführt:

Versuch.

Starke Temporaria. Die Semitendinosi sind in $\frac{n}{50}$ KOH und NaOH, die beiden Bicipites in $\frac{n}{100}$ KOH und NaOH; keine Verkürzung. Nach 39 Stunden Zutropfen von Essigsäure bis zur schwach sauren Reaktion, ziemlich starke Verkürzung. Nach weiteren 24 Stunden Hinzufügen von weiterer Essigsäure bis zur stark sauren Reaktion. Es tritt nochmals eine bedeutende Verkürzung ein, die sich nach 4 Stunden zum Teil wieder löst. Nach weiteren 24 Stunden werden die Lösungen durch die entsprechenden Laugen wieder alkalisch gemacht, was eine über 6 Stunden anhaltende Nachdehnung bedingt. Nach 120 Stunden Versuch abgebrochen.

Ging ich bei analogen Versuchen von höherprozentigen Laugen aus, zum Beispiel $\frac{n}{5}$ NaOH und KOH, so traten zuerst Reizzustände ein, die sich als Kontraktion auf den Kurven bemerkbar machten. Nach einigen Stunden hatten die Muskeln dann ihre ursprüngliche Länge

erreicht. Nach 24 Stunden trat hier im Gegensatz zum vorhergehenden Versuch bei Säurezugabe keine Verkürzung ein, dagegen bei weiteren stärkeren Alkaligaben eine mässig starke Nachdehnung. Bei der Versuchsanordnung in umgekehrter Reihenfolge kam ich zum gleichen Ergebnis. So sind bei einer Temporaria gastrocnemius in $\frac{n}{25}$ Cl und Biceps in $\frac{n}{50}$ HCl sofort maximal verkürzt, während die Kontrollmuskeln normale Totenstare zeigen. Bei den beiden Gastrocnemii konnte nach 24 Stunden selbst Hinzufügen von normal HCl keine weitere Verkürzung hervorbringen. Die beiden Bicipites dagegen dehnten sich, als nach 24 Stunden die Lösung mit NaOH alkalisch gemacht wurde, wieder zu ihrer ursprünglichen Länge aus. Dieser Vorgang nahm beim Kontrollmuskel 1 Stunde, beim angesäuerten 5 Stunden in Anspruch.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass der Muskel durch Einwirkung von Säuren in einen der natürlichen Kontraktion ähnlichen Zustand versetzt wird und darin bis zum Absterben verharrt. Diese Säurewirkung ist aber an den Ruhestand des Muskels gebunden, da auf den totenstarren Muskel selbst grössere Säuremengen nicht mehr verkürzend einwirken, trotzdem er nicht so stark verkürzt ist wie der vorher angesäuerte Muskel. Durch Alkalizusatz kann der durch die Säure hervorgerufene Verkürzungszustand aufgehoben werden, ebenso wie die physiologische Totenstarre.

Eine zusammenfassende Beurteilung dürfte sich dahin aussprechen lassen, dass die Wirkung der Laugen auf den isolierten Muskel je nach ihrer Konzentration verschieden ist. Es ist deshalb zu unterscheiden: die allgemeine Einwirkung der Laugen und die spezielle Beeinflussung des als physiologische Totenstarre bezeichneten Vorganges. Die erste gibt sich in einer Verkürzung zu erkennen, die aufzufassen ist als Kontraktion, die durch den gesetzten chemischen Reiz ausgelöst wird. Wird nun dieser Reiz, das heisst die Lauge, wieder beseitigt, so tritt Verlängerung und daraufhin die normale Totenstarre ein, vorausgesetzt, dass die reizende Substanz nicht schädigend gewirkt hat.

Diese schädigende Wirkung setzt nun aber sehr bald ein und bringt den Muskel zum Absterben, ohne dass hierbei in allen Fällen der etwa bestehende Verkürzungszustand aufgehoben wird. Ist die Konzentration der Lauge so gering, dass dieser chemische Reiz nicht mehr ausgelöst wird, so tritt ihre Wirkung in der Beseitigung oder deutlichen Hemmung der Totenstarre zutage. In der Wirksamkeit

reihen sich die Alkalien ein: 1. Ammoniak, 2. Kalilauge, 3. Natronlauge; bei der letzteren sind die grössten Dosen zulässig. Die absoluten Werte sind für Froschmuskeln $\frac{n}{250} - \frac{n}{100}$ NaOH und KOH; für Warmblütermuskeln, deren Kontrollmuskeln mittlere Starreentwicklung zeigen, ca. $\frac{n}{50}$ NaOH und KOH. Bei diesen Konzentrationen bleibt meistens jede der Totenstarre eigentümliche Verkürzung aus. Geringere Konzentrationen zeigen, wenigstens beim Warmblüter, eine ganz erhebliche Verzögerung des Eintritts und Hemmung der Intensität der Totenstarre. Höhere Konzentrationen verursachen nach anfänglich starker Reizung schnelles Absterben des Muskels. Die Wirkungen der Säuren stellen selbst in kleinsten Mengen stets eine Beschleunigung und Erhöhung der Totenstarre dar. Nach dem Chloroform sind die Mineralsäuren die wirksamsten Reagenzien zur Erzeugung der Totenstarre. Die absoluten Werte für die Wirkungsbreite liegen für Salzsäure zwischen $\frac{1}{350}$ und $\frac{1}{100}$ bis $\frac{1}{50}$ der Normallösung, im letzteren Falle tritt stets sofortige maximale Verkürzung, die in Zeitstarre übergeht, ein. (Vgl. Fig. 4, Kurven für Alkali- und Säurewirkung bei Temporarienmuskeln.)

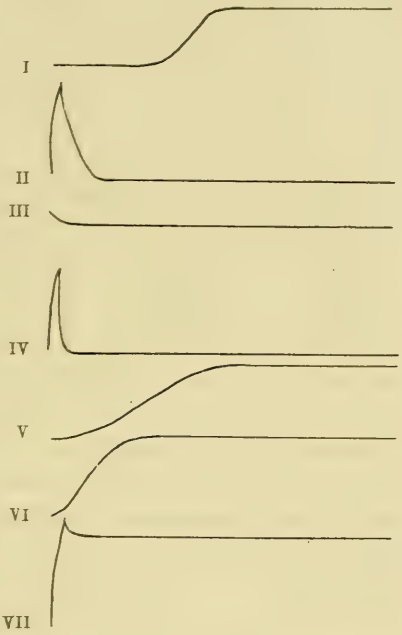


Fig. 4. *I* Kurve eines Froschmuskels bei normaler Totenstarre. *II* Kurve bei starker Ammoniakwirkung: Nach dem anfänglichen Reizzustand tritt Dehnung ein, die über die normale Länge hinausgehen kann. *III* Kurve bei schwacher Ammoniakwirkung: Anfangs Dehnung, keine Verkürzung. *IV* Kurve für typische KOH- oder NaOH-Wirkung: Die Verkürzung zu Beginn ist nicht konstant, späterhin tritt keine Verkürzung mehr ein. *V* Kurve bei schwacher Säuregabe, etwa $\frac{n}{350}$ HCl. *VI* Kurve bei mittlerer Säuregabe, etwa $\frac{n}{200}$ HCl. *VII* Kurve bei starker Säuregabe, etwa $\frac{n}{50}$ HCl. Die geringe Dehnung, die sich an die spontane Verkürzung anschliesst, ist fast immer vorhanden.

6. Temperatur und Totenstarre.

Die ältesten Angaben über den Einfluss der Temperatur auf die Totenstarre macht Krause[1]). Spätere Untersuchungen von Hermann und Walker[2]) und Bierfreund (l. c.) geben schon tabellarische Zusammenstellungen und sprechen sich dahin aus, dass Temperaturerhöhungen eine Beschleunigung der Starre bewirken. Später haben dann Langendorff[3]) und Nagel[4]) eingehend darüber berichtet. Sie bezeichnen die Temperaturen von 37—40° C. als diejenigen, bei denen bei Fröschen die Totenstarre am schnellsten und besten ausgebildet wird. Auf Warmblüter hat dann Basler[5]) seine Versuche ausgedehnt und gibt für diese bei analoger Versuchsanordnung Temperaturen von 45° C. an. Den Unterschied zwischen Totenstarre und Wärmestarre behandeln neben einer Anzahl Arbeiten aus dem Würzburger physiologischen Institut[6]) namentlich Brodie und Richardson[7]) Auch aus diesen Arbeiten ist zu ersehen, dass es sich bei der Wärmestarre um eine ganz andere Erscheinung handeln muss als bei der Totenstarre, da die letztere nie die blitzartige jähe Verkürzung aufweist, die bei Eintritt der Wärmestarre regelmässig beobachtet wird.

A. Kaltblüter.

Meine Versuche mit Kaltblütern zeigen alle dieselbe Anordnung, indem unter das Reagensglas, in dem der Muskel hing, ein Wasserbad, bzw. eine Kältemischung von der gewünschten Temperatur geschoben

---

1) Krause, De rigore mortis in genere ac de rigore mortis in musculis laevis obvio in spezie J. t. 1 p. 726. Dorpat 1853.

2) Hermann und Walker, Kleinere Beiträge zur Lehre von der Muskelstarre. Pflüger's Arch. Bd. 4. 1871.

3) Langendorff, Zur Kenntnis der Muskelstarre. Pflüger's Arch. Bd. 55. 1894.

4) Nagel, Experimentelle Untersuchungen über die Totenstarre. Pflüger's Arch. Bd. 58. 1894.

5) Basler, Über die Art des Absterbens verschiedener quergestreifter Muskeln bei erhöhter Temperatur. Inaug.-Diss. Tübingen 1902.

6) Reissner, Beiträge zur Kenntnis der Wärmestarre. Inaug.-Diss. Würzburg 1905, und Inagaki, Beiträge zur Kenntnis der Wärmestarre des Muskels. Zeitschr. f. Biol. v. Voit Bd. 48; Neue Folge Bd. 30. 1906.

7) Brodie and Richardson, The changes in Length of Striated Muscle under varying Loads brought about by the Influence of Heat. Journ. of Physiol. vol. 21. 1897.

wurde. Die Ergebnisse meiner Versuche — es waren ungefähr 50 — sind in Durchschnittswerten in folgender Tabelle zusammengestellt.

Beginn und Dauer der Starreverkürzung.

Temperatur ° C.	Frühester Beginn Stunden	Spätester Beginn Stunden	Durchschnitt des Beginnes Stunden	Maximum der Dauer Stunden	Minimum der Dauer Stunden	Durchschnitt der Dauer Stunden
4	38	45	40	15	5	13
12	18	26	20—21	13	5	9
15	8	24	11	9	5½	8
18	7	22	10—11	7	5	6—7
20	8	17	9	4	3	3—4
22	4	9	6—7	4	2	3—4
25	2½	8	4	4	2	3—4
28	1	4	2	4	2	3
30	½	3	1—2	3½	1½	3
32	½	2	1	3	½	2—3
35	¼	2	1	3	½	2
38	sofort	2	½	1	0	½—¾
40	sofort maximale Verkürzung.					

Bei den Temperaturen von 24—36 ° C. zeigte sich auch der von vielen Seiten beobachtete treppenartige Anstieg der Kurven in zwei zeitlich getrennten Verkürzungsphasen. Die oben angegebene Tabelle soll Näherungswerte aufstellen für Temporarien. Versuche dieser Art machte ich auch mit Kröten (Bufo vulgaris) und konnte frühere Angaben bestätigen, nach denen die trägen Krötenmuskeln viel später und langsamer erstarren, jedoch eine bedeutend grössere absolute Verkürzung aufweisen.

B. Warmblüter.

Bei den Versuchen mit Warmblütern liess sich, sowohl was Eintritt als Ablauf der Starre betrifft, ein prinzipieller Unterschied den Kaltblütermuskeln gegenüber feststellen. Die Versuche verliefen insofern parallel denen mit Kaltblütern, als auch hier bei lebhafteren Tieren mit gesteigertem Stoffwechsel, zum Beispiel den Tauben, die Erscheinungen viel schneller ablaufen. Doch habe ich die Beobachtung gemacht, dass in Warmblütermuskeln bei Temperaturgraden, die etwas unter der Eigenwärme des Tieres liegen, der Eintritt der Starre wesentlich verzögert, der Ablauf dagegen beschleunigt wird. Diese Erscheinung dürfte ihren Grund in der Tatsache haben, dass alle Momente, die schädigend auf die Muskelsubstanz einwirken, auch den Eintritt der Totenstarre beschleunigen. Die mässigen Er-

wärmungsgrade bedeuten nun gerade das Gegenteil, da sie den Muskel in einem den Verhältnissen in vivo fast entsprechenden Zustande erhalten, hinsichtlich der Konzentration und Temperatur der Salzlösung. Ist dann der Absterbeprozess im Muskel so weit gediehen, dass die Verkürzung beginnt, dann wirkt die erhöhte Temperatur wesentlich beschleunigend auf den Verlauf der Starre ein.

Bei den Poikilothermen, die die Temperatur der Umgebung zeigen, fällt natürlich diese Erscheinung weg.

Bei zahlreichen Versuchen, die zwischen 4° und 15° C. lagen, konnte ich keinerlei durch die niedrige Temperatur bedingte Hemmung des Starreeintritts beobachten. Im Gegenteil, die Muskeln zeigen eine meist sofort beginnende kontinuierliche, allerdings bei den niedrigsten Temperaturen mehrere, bei 15° C. noch $1^1/_2$ Tage andauernde Verkürzung. Bei Zimmertemperatur von 16—22° C. begann die Verkürzung gleichfalls ziemlich bald nach dem Einhängen, meist schon in der ersten Stunde. Die Kurve zeigt einen mässig beschleunigten, manchmal durch Absätze, wie sie auch Nagel (l. c.) beobachtet hat, unterbrochenen Anstieg. Für höhere Temperaturen von 25—37° C. gilt das vorher Gesagte, nämlich, dass sie die Höhe entsprechend die Starre beschleunigen und verstärken. Als Beispiel sei ein Versuchsprotokoll angegeben.

Versuch.

Kräftiges Kaninchen durch Halsschnitt getötet. Folgende Muskeln werden eingehängt:

1. Tibialis anticus (weiss) bei 27° C. Beginn der Verkürzung nach $^1/_4$ Stunde. Maximum nach 4 Stunden.
2. Semitendinosus (rot) bei 27° C. Beginn der Verkürzung nach $^3/_4$ Stunde. Maximum nach $5^1/_2$ Stunden.
3. Peronaeus longus (weiss) bei 33° C. Beginn der Verkürzung nach $^3/_4$ Stunde. Maximum nach $1^3/_4$ Stunden.
4. Soleus (rot) bei 33° C. Beginn der Verkürzung nach $1^1/_4$ Stunde. Maximum nach $2^1/_4$ Stunden.
5. Peronaeus longus (weiss) bei 11° C. Beginn der Verkürzung bald nach dem Einhängen. Maximum nach $7^1/_2$ Stunden.
6. Soleus (rot) bei 11° C. Beginn der Verkürzung bald nach dem Einhängen. Maximum nach $12^1/_2$ Stunden.

Geht man mit den Temperaturen der Salzlösung über die Eigentemperaturen der Versuchstiere, die bei 36,8—37,4 liegen, hinauf, so zeigen die Homoiothermen dasselbe Verhalten wie die Poikilothermen. Der gesamte Vorgang der Totenstarre wird beschleunigt,

sowohl Eintritt als Ablauf, die Gesamtintensität wird dabei stärker. In sehr vielen Fällen tritt der zweiphasische Verkürzungsvorgang sehr deutlich in Erscheinung, ebenso der zeitliche und quantitative Unterschied zwischen roten und weissen Muskeln, wobei in den letzteren die Starre zuerst vollständig ausgebildet sein kann, freilich in geringerer Intensität als bei den ersten, die häufig erst nach den weissen erstarren.

Um über das Verhältnis von Totenstarre und Wärmestarre etwas zu erfahren, versetzte ich zur Orientierung eine Anzahl Kaninchen- und Katzenmuskeln in Wärmestarre. In frisch präparierten Katzenmuskeln erfolgt eine sehr starke augenblickliche Verkürzung bei 54° C., die sicher als Gerinnungsvorgang anzusprechen ist, weitere geringere Verkürzungen traten bei 76, 83, 92° C. auf. Wurde nun im Augenblick, als die erste Verkürzung bei 54° C. einsetzte, die Lösung durch eine abgekühlte, zum Beispiel von 10° C., ersetzt, so trat ein Reizstadium von sich schnell folgenden Dehnungen und Verkürzungen geringen Grades auf, denen eine mässige Dehnung, etwa ein Drittel der Gesamtverkürzung, folgte. Bei der zweiten Erwärmung verkürzte sich der Muskel zum ersten Male bei 41° C., eine zweite, sehr starke Verkürzung trat bei 54° C. ein. Totenstarre Muskeln von denselben Tieren verkürzten sich erst bei 76° C. Bei 54° C. war eine flockige Ausfällung in der Flüssigkeit zu beobachten.

Im weiteren Verlauf meiner Untersuchungen war es von Interesse festzustellen, ob verschiedenartige Applikation der Wärme auch verschiedene Wirkung zeigt. Hierbei operierte ich mit Kaninchen und Katzen und ging von folgenden Gedanken aus. Bei den ersten Muskeln stellte ich durch schnelles Erhitzen die verschiedenen Temperaturen fest, bei denen Wärmestarre eintrat. Absolute Werte können wegen der verschiedenen Zusammensetzung der Muskeln hierfür nur schwer angegeben werden. Für den überwiegend weissen Peronaeus longus der Katze liegen die Werte für die erste kleine Verkürzung bei 42° C. Wird die Erwärmung in möglichst kurzer Zeit fortgesetzt, so folgt bei 46—51° C. eine zweite. Der rote Soleus dagegen verkürzt sich erst bei 51° C. spontan. Nunmehr bleiben Abkühlungen auf die Länge der Muskeln ohne Einfluss, während Erhöhungen der Temperatur im weissen Muskel bei 74°, im roten bei 75½° C. noch eine bedeutende Verkürzung hervorbringen. Ähnlich liegen die Verhältnisse beim Kaninchenmuskel.

Wesentlich anders verhalten sich die Muskeln bei langsamer

Erwärmung von niedrigen Temperaturen aus. So tritt bei Katzen — die Erwärmung der Kochsalzlösung stieg in fast 2 Stunden bis 55° C. — in den weissen Muskeln bei 36° C. eine Verkürzung ein, die schnell zunimmt und nach 18 Minuten ihren Höhepunkt erreicht hat; während dieser Zeit war die Temperatur auf 50° C. erhöht worden. Die Erhöhung der Temperatur wurde, ohne weitere Verkürzung zu erzielen, noch bis 75° C. fortgesetzt, die hiermit erreichte Verkürzungsgrösse entsprach nun fast absolut genau dem Verkürzungswert der Kontrollmuskeln der anderen Extremität, die bei Körper- oder Zimmertemperatur in natürliche Totenstarre verfielen. Diese Verkürzungswerte stehen in gar keinem Verhältnis zu denen der Wärmestarre, das heisst der bei Temperaturen über 50° C. eintretenden Starre, die fast das Doppelte betragen. Bleibt die Temperatur auf derselben Höhe erhalten, so tritt bisweilen eine mässige Dehnung, nie mehr eine Verkürzung ein. Die nächsten Verkürzungen erfolgen vielmehr erst bei 67° C. Genau dasselbe Verhalten weisen die roten Muskeln auf, nur sind hier die Temperaturwerte um 2—3° C. höher zu nehmen. Eine dritte Möglichkeit endlich war die, die Muskeln von Anfang an in eine erhöhte Temperatur — am geeignetsten sind Temperaturen um 30° C. — zu bringen und dann langsam weiter zu erwärmen. Einen prinzipiellen Unterschied zeigen sie nicht gegen die vorher beschriebenen, doch fallen sie insoweit auf, dass in der Zeit, in der die Temperatur der Eigenwärme des Tieres möglichst nahe kommt, die Muskeln in einem Reizzustand sich befinden, der sich durch zahlreiche kleine Zuckungen darstellt. Diese Versuche berechtigen meiner Ansicht nach zu dem Schluss, dass bei vorsichtiger Wärmeapplikation bei einer Temperaturhöhe, in der bei schroffem Temperaturanstieg schon eine ausgesprochene Wärmestarre eintritt, noch eine der natürlichen Totenstarre entsprechende Verkürzung zu erzielen ist.

Die wichtigsten Ergebnisse der Untersuchungen dürften kurz zusammengefasst folgende sein. Es besteht erstens ein Wesensunterschied zwischen der physiologischen Totenstarre und den durch verschiedene Temperaturhöhe bedingten Modifikationen derselben einerseits und der Wärmestarre des Muskels andererseits. Zweitens sind Verschiedenheiten vorhanden zwischen der Totenstarre der Homoiothermen und Poikilothermen hinsichtlich ihrer Beeinflussung durch die Temperatur.

Bei den Kaltblütern steht die Beschleunigung der Totenstarre in direktem Verhältnis zur Temperaturhöhe, und zwar in der Weise, dass je höher die Temperatur ist, die Totenstarre um so schneller abläuft. Sie tritt früher ein, der Verkürzungsprozess nimmt eine geringere Zeit in Anspruch, und die Lösung erfolgt schneller, je höher die Temperatur ist. Bei den Muskeln von Warmblütern ist die Körpertemperatur ausschlaggebend. Temperaturen, die sich weit von dieser entfernen, sei es nach oben oder sei es nach unten, wirken beschleunigend auf den Beginn der Starre. Die niedrigen Temperaturen bedingen ein schnelles Einsetzen der Starreverkürzung, während die Ausbildung der Starre sehr langsam vor sich geht. Temperaturgrade, die höher liegen als die Eigenwärme des Tieres, verursachen dieselbe Art der Beschleunigung wie beim Kaltblüter. In allen Fällen ist bei höherer Temperatur bei Warm- und Kaltblütern die Intensität der Starre grösser als bei niedrigen Temperaturen.

Liegt die Temperatur wenig unter der Körperwärme des Tieres, so tritt in fast allen Fällen eine deutliche Verzögerung des Beginns der Starre ein. Hat jedoch in diesem Fall die Starreverkürzung begonnen, so wirkt die mässig über Zimmerwärme erhöhte Temperatur so weit fördernd auf den Verlauf der Verkürzung, dass diese viel früher beendet ist, so dass auch die früheren Angaben, wonach die Ausbildung der Gesamtverkürzung durch jede Temperaturerhöhung beschleunigt wird, sich bestätigen. Die Grenze für die Beeinflussung der Totenstarre durch Temperaturerhöhung gibt die Kaogulationstemperatur, die ich im wesentlichen ebenso fand wie frühere Autoren. Der Beginn liegt bei 46—51° C.

Weiterhin sei nochmals aufmerksam gemacht auf den Unterschied, den die Applikationsform der Temperatur bedingt. Je schroffer der Temperaturwechsel ist, desto deutlicher tritt die Wirkung ein, je langsamer die Erhöhung der Temperatur fortschreitet, desto geringer ist die Wirkung; ja man kann auf diese Weise die Temperaturen der Wärmestarre erreichen und sogar noch darüber hinauskommen, ohne dass die gewöhnliche Wärmestarre einsetzt, man schleicht sich, analog wie mit dem elektrischen Strom, mit der Temperaturerhöhung ein, das Gewebe adaptiert sich den höheren Temperaturgraden.

Die nachstehenden Kurven Fig. 5 und 6 sollen den Unterschied der Wärmeeinwirkung illustrieren beim Kalt- und Warmblüter.

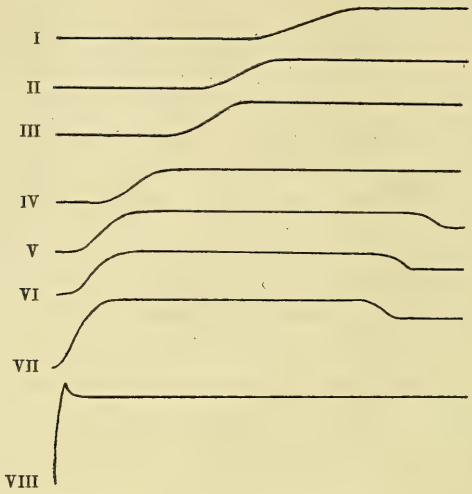


Fig. 5. *I—VIII* Starrekurven von Froschmuskeln. *I* bei 4° C., *II* bei 10° C., *III* bei 20° C., *IV* bei 25° C., *V* bei 30° C., *VI* bei 35° C., *VII* bei 40° C., *VIII* bei 45° C. Zeit: 1 mm = 1 Stunde.

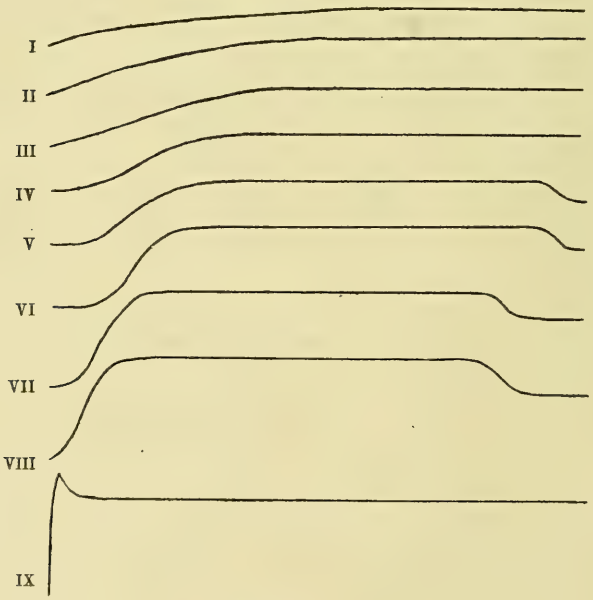


Fig. 6. *I—IX* Starrekurven eines Kaninchenmuskels (gemischter Muskel, vorwiegend weiss). *I* bei 4° C., *II* bei 10° C., *III* bei 15° C., *IV* bei 20° C., *V* bei 30° C., *VI* bei 35° C., *VII* bei 40° C., *VIII* bei 45° C., *IX* bei 50° C. Zeit: 1 mm = 1 Stunde.

7. Muskelspannung und Totenstarre.

Ganz entsprechend den verschiedenartigen Mitteilungen über die Beeinflussung der Totenstarre durch Muskelspannung sind auch die von mir gewonnenen Ergebnisse nicht eindeutig.

Es wurden zweierlei Arten von Spannung angewandt, indem ich an den Muskeln Gewichte angehängte oder einen senkrechten zur Zugrichtung des Muskels parallelen Federzug anbrachte, so dass der Muskel mit zunehmender Verkürzung eine grösser werdende Spannung zu überwinden hatte. Hierbei war noch eine zweite Möglichkeit in der Anordnung vorhanden in der Weise, dass im einen Fall die spannende Feder einen dem sonst angefügten Gewicht entsprechenden Anfangszug ausübte, im anderen Falle so lose gespannt war, dass ein Zug am Muskel erst mit dessen Verkürzung einsetzte. Eine grundsätzliche Verschiedenheit gegenüber den bisherigen Versuchen sind die niedrigen Werte, die ich im allgemeinen gefunden habe. Bei Temporarien, von denen ich bei diesen Versuchen zum Teil sehr starke Exemplare verwandte, bleiben die von mir gefundenen Gewichte, die von der Starre noch überwunden werden können, um ein Drittel bis zur Hälfte hinter den von Nagel angebenen Werten zurück[1]).

Die Versuche verliefen sehr ungleich, so dass ich zum Verständnis einige Versuchsprotokolle vorausschicken möchte. Zu bemerken ist noch, dass nur mit ausserordentlich starken Fröschen, bei denen die Kontrollmuskeln eine sehr ausgeprägte Starre aufwiesen, eine Verkürzung im belasteten Muskel zu erreichen war.

Versuch.

Starke Temporarie. Sartorius I mit 10 g belastet. Sartorius II mit 0,25 g. Bei den Muskeln dieses aussergewöhnlich starken Tieres ist festzustellen, dass erstens die Verkürzung im belasteten Muskel etwa 1 Stunde später beginnt, und dass sie zweitens langsamer erfolgt und drittens nicht denselben Grad wie im unbelasteten erreicht. Ausserdem tritt 8 Stunden, nachdem die grösste Verkürzung erreicht ist, eine geringere Dehnung im belasteten Muskel ein.

Anders verhielten sich folgende Muskeln.

Versuch.

Temporarie. Der starke Gastrocnemius ist mit 25 g belastet, die Starre tritt im belasteten Muskel etwa 2 Stunden später ein als im

1) Da Nagel keine Angaben über die Versuchsanordnung macht, wäre es vielleicht möglich, dass er andere Hebelverhältnisse angewandt hat. In meinen Versuchen war der Kraftarm des Muskels = dem Lastarm des Gewichts, also auch Kraft = Last.

unbelasteten. Dagegen beträgt die viel schneller als im Kontrollmuskel erreichte Verkürzung etwa ein Viertel mehr als diejenige des ungespannten Muskels. Der schwache Biceps mit 10 g belastet zeigt eine geringe Anfangsdehnung, auf die in den nächsten 30 Stunden keine Längenänderung folgt; dann tritt eine zweite geringe Dehnung ein.

Die letztere Erscheinung dürfte wohl dahin zu deuten sein, dass die die Starrewirkung hervorrufende Kraft nicht stark genug war, 10 g zu heben, wohl aber eine kontinuierliche Verlängerung hintanzuhalten. Mit dem langsamen Nachlassen dieser Kraft bei Lösung der Starre setzt auch prompt eine Verlängerung des Muskels ein. Eine weitere Erfahrung, die ich machte, erscheint mir erwähnenswert. Verschiedene Muskeln, überwiegend Sartorii, rissen ab, wenn sie mit ca. 10 g belastet waren, und zwar sämtliche in der Zeit, in der in den Kontrollmuskeln eine Starreverkürzung einsetzte.

Ein besonderer Unterschied war nicht zu bemerken, wenn die Gewichte durch Federspannung ersetzt wurden. Die Art der Anordnung ermöglichte hier nach Ablauf des Versuchs die Spannung festzustellen, die der Muskel in jedem Augenblick der Verkürzung hatte. Als Maximalwert, den ein Frosch gastrocnemius bei grösster Verkürzung aufwies, fand ich eine Federspannung von 37,29 g. Für den entsprechenden Semitendinosus 23,26 g. Ein Unterschied liess sich feststellen, wenn die Feder schon einen Anfangszug ausübte oder erst bei Beginn der Verkürzung sich anspannte, in der Hinsicht, dass eine mässige Federspannung, die keine wahrnehmbare Verlängerung des Muskels bedingte, etwas höhere Spannungswerte ergab, im Durchschnitt ein Plus von etwa 2—3 g, gegenüber dem bei Beginn des Versuches ganz unbelasteten Muskel.

Für die Warmblütermuskeln trifft das eben Gesagte in gleicher Weise zu. Die Werte liegen hier etwas höher und sind weisse und rote Muskeln ziemlich verschieden.

Eine absolut klare Deutung der erhaltenen Ergebnisse ist nicht möglich, immerhin lassen sich folgende Tatsachen zusammenfassen.

Ganz geringe Spannungen, die keine oder keine besonders ausgesprochene Dehnung des Muskels bedingen und durch die verkürzende Kraft der Totenstarre überwunden werden können, bewirken eine Hemmung des Beginns der Starreverkürzung und eine starke Herabsetzung der Gesamtverkürzung. Für mittelstarke Froschmuskeln liegen diese Werte abgesehen von dem besonders starken Gastrocnemius, der etwas höhere Werte zeigt, bei 5—10 g (s. Fig. 7 *I*).

Für die von mir bei den Versuchen angewandten Warmblütermuskeln [1]) wären die Werte für die weissen etwa bei 15—20 g und für die roten bei 18—24 g zu setzen. Wird die Spannung stärker, so tritt der Augenblick ein, in dem das durch die Starre bedingte Verkürzungsbestreben der Spannung gleichkommt und so eine Verlängerung verhindert. Hierbei verlaufen die Kurven horizontal; dies ist der Fall bei Froschmuskeln bei 7 bis 10 g, bei Säugetiermuskeln, bei den weissen etwa bei 20—30 g, den roten bei 28—30 g. Lässt das durch die Totenstarre bedingte Verkürzungsbestreben nach, so tritt Dehnung des Muskels ein (s. Fig. 7, *II*).

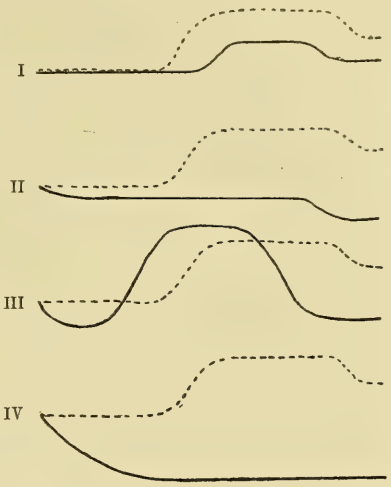


Fig. 7. *I* ganz geringe Belastung des Muskels: Hemmung der Starre. *II* Mässige Belastung des Muskels: keine Verkürzung; zur Zeit der Lösung geringe Nachdehnung. *III* starke Belastung des Muskels: anfangs Verlängerung, dann grössere und schnellere Ausbildung der Starre. *IV* zu starke Belastung des Muskels: Dehnung. Die normalen Kontrollkurven sind gestrichelt eingezeichnet. Zeit: 1 mm = 1 Stunde. Temperatur 18—24° C. Muskeln von mittelkräftigen Temporarien.

Ist die Spannung noch stärker, so tritt gleich zu Beginn eine mehr oder minder stark ausgesprochene Dehnung ein. Dieser auf den Muskel wirkende Reizzustand kann im Muskel eine Reaktion auslösen in der Art, dass sowohl der Eintritt der Starre beschleunigt als auch die Erscheinungen der Totenstarre selbst erhöht und ausgeprägter werden. Dies lässt sich jedoch mit einiger Regelmässigkeit und Sicherheit nur bei starken, lebenskräftigen Muskeln zeigen. Die Zahlenwerte sind für den Gastrocnemius des Frosches etwa 25—30, ja sogar 40 g, für die weissen Warmblütermuskeln etwa 35 und für die roten 40—50 g. In diesen Fällen kann sich an die hier stets beobachtete Lösung der Starre eine Nachdehnung über die normale Länge hinaus anschliessen (s. Fig. 7, *III*). Noch stärkere Spannung bedingt eine starke Anfangsdehnung, doch ist dann

1) Die Kaninchen- und Katzenmuskeln, die bei diesen Versuchen verwandt wurden, hatten einen physiologischen Querschnitt von Bleistift- bis höchstens Kleinfingerdicke.

der hierdurch gesetzte Reiz nicht mehr stark genug, um die übermässig hohe Spannung zu überwinden (s. Fig. 7, *IV*).

Zusammenfassung und Schlussbemerkung.

Die Totenstarre, das heisst der physiologische postmortale Verkürzungsvorgang im Muskel, kann in beförderndem und hemmendem Sinn durch chemische Substanzen beeinflusst werden. Für Chloroform liegt die Wirkungsbreite, in der ein Unterschied der normalen Totenstarre gegenüber zu bemerken ist, zwischen 0,05 und 0,5 % für Kaltblüter und 0,2—0,4 % für Warmblütermuskeln. Bei letzterer Konzentration tritt eine augenblickliche maximale Verkürzung ein. Von 0,05 bis etwa 0,3 % ist die Chloroformwirkung derart, dass hemmende Einflüsse, zum Beispiel Ausschaltung des Nervensystems, noch in Erscheinung treten können. Diese kleinen Chloroformgaben beschleunigen den Eintritt in das Stadium der Verkürzung und erhöhen dieselbe ganz bedeutend in direktem Verhältnis zur Konzentration. Ist die Chloroformeinwirkung vollständig entwickelt, so kann sie auch durch grösste Chloroformgaben nicht mehr gesteigert werden.

Um mit Äther dieselben Wirkungen zu erzielen, bedarf man der 3—5fachen Menge. Bei den als obere Grenze angegebenen Konzentrationen tritt augenblickliche Starre ein.

Die Wirksamkeit des Alkohols liegt zwischen 1 und 5 %. Im Gegensatz zum Chloroform führt der Alkohol zu einer Verminderung der Verkürzungsgrösse, während Eintritt und Verlauf derselben in ähnlicher Weise beschleunigt werden.

Die wirksamste alkalische Lösung ist Ammoniak; darauf folgt Kalilauge und als ungiftigste die Natronlauge. In einer Lösung von $\frac{n}{250} - \frac{n}{100}$ KOH und NaOH bei Froschmuskeln und $\frac{1}{50}$ Normallösung bei Kaninchenmuskeln tritt keinerlei Verkürzung, im Gegenteil manchmal sogar geringe Verlängerung ein. Geringere Konzentrationen bedingen wesentliche Abschwächung des Starreverlaufs, höhere ein schnelles Absterben des Muskels nach anfänglichen Reizkontraktionen.

Säuren wirken selbst in geringsten Mengen in jeder Beziehung fördernd auf die Totenstarre. Ihre Wirkung kann durch Neutralisation jederzeit unterbrochen werden. Überschuss an Alkali bewirkt in diesem Falle meistens Aufhebung der schon eingetretenen Verkürzung. Auf den Eintritt und Verlauf der Wärmestarre bei 45—50° C. sind diese chemischen Substanzen ohne Einfluss.

Ähnliche Beschleunigung wie chemische Reize bringen mässige Temperaturerhöhungen hervor. Die Grenze nach oben bilden die Temperaturen zwischen 45 und 50° C., bei denen die Wärmestarre einsetzt. Die Verstärkung des Starreprozesses beim Kaltblüter entspricht genau der Temperaturerhöhung. Beim Warmblüter bewirkt eine von der Körpertemperatur nach unten zu sehr stark differierende Temperatur einen schnelleren Beginn, dagegen langsamere und geringere Ausbildung der Starre. Die Schnelligkeit des Temperaturwechsels ist von grossem Einfluss. Bei sehr vorsichtiger Temperaturerhöhung lässt sich noch eine der physiologischen Totenstarre analoge Verkürzung erzielen bei Werten, die ganz oder nahezu der unteren Temperaturgrenze für Wärmestarre angehören.

Eine Spannung des Muskels durch Belastung oder Federzug ruft bei 25—30 g für mittlere Froschmuskeln und ca. 50 g für kleinere Kaninchen- und Katzenmuskeln nach anfänglicher Dehnung eine erhöhte Totenstarre hervor. Geringe Belastung hemmt die Totenstarre, höhere hebt die Verkürzung auf. Die im letzten Falle aufgestellten Zahlenwerte sind von der Grösse der Muskeln und der Stärke des Tieres abhängig.

Die erhaltenen Versuchsergebnisse berechtigen zu dem Schlusse, dass die Erscheinungen der Totenstarre eine vitale Reaktion des kontraktilen Gewebes darstellen. Gegen die rein physikalisch-chemische Erklärung der Dinge spricht sowohl die individuelle Verschiedenheit als der Unterschied zwischen verschiedenen Arten und Gattungen, während die experimentellen Untersuchungen über Koagulation und die chemischen Analysen grosse Ähnlichkeit und Übereinstimmung aufweisen.

Ich möchte deshalb den Begriff der Totenstarre dahin definieren, dass es sich hierbei um einen der Muskelkontraktion analogen Vorgang handelt, mit dem Unterschied, dass bei der Kontraktion in vita eine Restitutio ad integrum eintritt, die durch die Blutzirkulation vermittelt wird. Die experimentellen Untersuchungen über den Einfluss des Sauerstoffes lassen den Schluss zu, dass der Sauerstoff bei der Neutralisation der Wirkung der Momente, die den Verkürzungszustand bedingen, die Hauptrolle spielt. Ob die Säurebildung das einzige Moment ist, das die Verkürzung hervorruft, ist nach Birnbacher's Versuchen zweifelhaft, jedenfalls ist aber durch meine Versuche ganz einwandfrei nachgewiesen, dass die alkalische Reaktion die Ausbildung der Totenstarre entweder verhindert oder doch

wesentlich hemmt, die Säure dagegen selbst in den geringsten Konzentrationen steigert,

Ausserdem ist nicht zu verkennen, dass zwischen Wärmestarre und physiologischer Totenstarre ein prinzipieller Unterschied besteht. Die Verschiedenheit der Erscheinungen legen den Schluss nahe, dass der Verkürzungsvorgang in beiden Fällen ganz verschiedene Ursachen hat, dass bei der physiologischen Totenstarre Gerinnungsvorgänge nicht der ausschlaggebende Faktor sind, wohl aber bei der Wärmestarre.

Zum Schluss ist es mir eine angenehme Pflicht, dem Vorstand des physiologischen Instituts der Universität, Herrn Professor Dr. v. Grützner, meinen wärmsten Dank auszusprechen. Durch die gütige Überlassung der Arbeitsgelegenheit, der Versuchstiere und Apparate, ermöglichte er mir die Fertigstellung der Arbeit.

Vergleichende Untersuchungen über den Gehalt des menschlichen Blutes an Hämoglobin und Erythrocyten in verschiedenen Teilen des Gefässsystems.

Von

Prof. Dr. **K. Bürker**-Tübingen,
z. Z. als Regimentsarzt des Inf.-Reg. „Kaiser Wilhelm“ (2. württ.) Nr. 120 im Felde.

(Mit 1 Textfigur.)

In einer früheren Arbeit[1]) wurde auf vergleichende, mit einem mittleren Bestimmungsfehler von etwa 1 % behaftete, bisher noch nicht veröffentlichte Versuche hingewiesen, welche ergaben, dass bei derselben Versuchsperson die Zusammensetzung des aus der Fingerkuppe, dem Ohrläppchen und den Venen der Ellenbogenbeuge entzogenen Blutes wenigstens in bezug auf den Hämoglobin- und Erythrocytengehalt die gleiche ist. Im folgenden sollen, da immer noch Zweifel in dieser Beziehung bestehen, die nötigen Unterlagen für diese Behauptung gegeben werden.

1. Methode.

Die Versuche wurden im November und Dezember 1911 an Versuchspersonen verschiedenen Alters und Geschlechts durchgeführt; Tiere kamen bei der Schwierigkeit gleichmässiger, einwandsfreier Gewinnung des Blutes zu den Bestimmungen nicht in Betracht.

Unter den Methoden blieb die Wahl zwischen der Hämoglobinbestimmung und der Erythrocytenzählung; da erstere, wenigstens bei Verwendung der Hüfner'schen spektrophotometrischen Methode, unter sonst gleichen Bedingungen mit einem nur halb so grossen Fehler behaftet ist als letztere, so wurde sie gewählt[2]).

1) K. Bürker, Zählung und Differenzierung der körperlichen Elemente des Blutes. Tigerstedt's Handb. d. physiol. Methodik, Bd. 2, Abt. 5, S. 4. 1912.

2) Genaueres über die Methode siehe K. Bürker, Gewinnung, qualitative und quantitative Bestimmung des Hämoglobins. Tigerstedt's Handb. d. physiol. Methodik, Bd. 2, Abt. 1, S. 191 u. 281. 1910.

Um die Hämoglobinbestimmung so genau als möglich zu gestalten, wurde, abgesehen von früher schon mitgeteilten Verbesserungen [1]), noch folgende weitere in die Hüfner'sche Methode eingeführt. Man hatte bisher keine rechte Kontrolle darüber, ob die Lichtquelle in Ordnung war, ob die beiden von ihr gelieferten und im Apparat verwendeten Lichtbündel in der Tat gleiche Lichtintensität aufwiesen, wie das Voraussetzung ist. Diese Kontrolle ist um so nötiger, als der vor dem Kollimatorspalt befindliche Albrecht'sche Glaskörper die beiden Lichtbündel nicht von derselben Stelle der Lichtquelle entnimmt, sondern von etwas auseinanderliegenden.

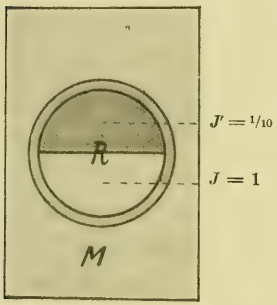


Fig. 1. Vorrichtung zur Prüfung der beiden im Spektrophotometer verwendeten Lichtbündel auf Gleichheit. Lichtstärke oben $J' = 1/10$.
„ unten $J = 1$.

Um diese Kontrolle zu ermöglichen, wurde nun folgendermassen verfahren. Von der optischen Werkstätte C. Zeiss in Jena wurde ein nach Angabe hergestelltes Rauchglas bezogen, welches im Spektralgebiete des nach Grün zu gelegenen Absorptionsstreifens des Oxyhämoglobins, speziell im Wellenlängengebiete 535,6—542,1 $\mu\mu$, das Licht in bezug auf das des Vergleichsspektrums auf $^1/_{10}$ schwächte, wozu eine Drehung des analysierenden Nikols um 71,6° erforderlich war. Waren nun die beiden Lichtbündel gleich, so musste bei Vorschaltung des Rauchglases die Einstellung immer auf 71,6° erfolgen.

Das in einer runden Fassung befindliche Rauchglas R (Fig. 1) konnte zu dem Zwecke in ein mit einer Bohrung versehenes Messingstück M von der Grösse des Absorptionströgchens eingesteckt und an Stelle des Trögchens in dem Halter desselben so vor den Kollimator spalt gebracht werden, dass das untere Lichtbündel durch das helle Glas, das obere durch das Rauchglas in den Spalt gelangte.

Mit Hilfe dieser Vorrichtung wurde nun vor jeder quantitativen Haemoglobinbestimmung geprüft, ob in der Tat eine Drehung des Nikols um 71,6° erfolgen musste, um Gleichheit der Lichtstärke in den beiden ausgeschnittenen, übereinandergelegenen Spektralbezirken

1) K. Bürker, E. Jooss, E. Moll und E. Neumann, Die physiologischen Wirkungen des Höhenklimas. II. Zeitschr. f. Biol., Bd. 61, S. 452. 1913.

zu erreichen; erst wenn dies der Fall war, wurde zur Hämoglobinbestimmung selbst übergegangen. Eine etwaige Korrektur wurde mit dem vor dem Kollimatorspalt befindlichen Rauchglaskeil des Apparates vorgenommen, sie war aber nur selten nötig.

Das zu den vergleichenden Untersuchungen erforderliche Blut wurde bei derselben Versuchsperson aus der Fingerkuppe und dem Ohrläppchen oder dem Ohrläppchen und einer Vene der Ellenbogenbeuge unter strengen Kautelen für quantitative Bestimmungen (relative Ruhe des ganzen Körpers, besonders Verdauungs- und Muskelruhe, Zimmertemperatur nicht unter 17° C., genügend breite und tiefe Wunde, Vermeidung jedes stärkeren Druckes, Verwerfung des ersten ausgetretenen Blutstropfens, rationelle Abmessung und Verdünnung des Blutes) entnommen. Die Entnahme aus der Vene geschah mit Hilfe einer durchbohrten Nadel; das tropfenweis austretende Blut wurde auf einem sauber geglätteten Stück Paraffin aufgefangen und von da aus in die Blutpipette aufgenommen. Die mit Hilfe der Pipette abgemessenen 25 cmm Blut wurden zu 2475 cmm 0,1 %iger, in einem Rundkölbchen befindlicher Sodalösung hinzugefügt, worauf gemischt und das so 100fach verdünnte Blut in das Absorptionströgchen des Spektrophotometers übertragen wurde.

Bei gedämpftem Licht im Untersuchungszimmer wurden dann je fünf Einstellungen des Nikols im rechten und linken Quadranten vorgenommen und aus den Ablesungen das Mittel gezogen. Aus dem gefundenen Winkel φ wurde zunächst der Extinktionskoeffizient $\varepsilon'_0 = -\log \cos^2\varphi$ berechnet und aus diesem die Konzentration $c = \varepsilon'_0 \cdot \mathcal{A}'_0$, worin $\mathcal{A}'_0$ das Absorptionsverhältnis bedeutet, das im gegebenen Falle $1{,}25 \cdot 10^{-3}$ betrug. Daraus ergibt sich leicht der Oxyhämoglobingehalt in Gramm in 100 ccm Blut. Wie schon erwähnt, sind die Bestimmungen auf etwa 1 % genau.

2. Versuche.

Die im folgenden mitzuteilenden Versuche sind nicht sonderlich zahlreich, aber die Methode ist so ausgearbeitet, dass jeder einzelne Versuch entscheidend sein muss.

Nr.	Datum 1911	Versuchsperson	Alter in Jahren	Körpergrösse in m	Körpergewicht in kg	Oxyhämoglobin in g in 100 ccm Blut aus			Bemerkungen
						Fingerkuppe	Ohrläppchen	Armvene	
1	14. Nov.	Herr B.	39	1,85	88,0	17,3	17,2	—	
2	15. „	„ K.	23	1,74	75,5	16,1	16,1	—	
3	15. „	„ B.	21	1,76	74,4	16,9	16,9	—	
4	16. „	„ B.	20	1,77	80,4	15,5	15,4	—	
5	16. „	„ F.	21	1,69	63,3	15,4	15,4	—	
6	17. „	Frl. H.	21	1,60	54.3	15,7	15,6	—	
7	17. „	Frl. N.	22	1,59	55,7	14,3	13,9	—	Blut fliesst aus der Fingerkuppe schwer.
8	21. „	Herr v. G.	64	1,69	86,2	16,0	15,9	—	
9	22. „	„ R.	21	1,70	57,4	15,8	15,8	—	
10	22. „	„ F.	21	1,71	61,2	16,6	16,5	—	
11	23. „	„ B.	20	1,78	70,6	16,2	16,3	—	
12	23. „	„ F.	22	1,84	81,3	16,9	16,9	—	
13	24. „	Frl. E.	21	1,66	53,3	16,3	15,6	—	Blut fliesst aus Fingerkuppe und Ohrläppchen schwer.
14	24. „	Frl. H.	26	1,58	56,6	14,0	14,0	—	
15	27. „	Herr G.	22	1,75	81,6	17,4	17,3	—	
16	27. „	„ B.	33	1,67	60,9	17,9	17,9	—	
17	29. „	„ S.	21	1,76	68,6	15,5	15,5	—	
18	29. „	„ R.	20	1,84	81,7	16,1	16,6	—	Blut fliesst aus Ohrläppchen schwer.
19	30. „	„ B.	8	1,33	28.4	12,8	12,9	—	
20	30. „	Frau B.	31	1,73	68,3	14,0	14,0	—	
21	1. Dez.	Frl. E.	—	—	—	16,0	16,0	—	Wiederholter Versuch bei Nr. 13.
22	1. „	Herr R.	—	—	—	15,9	15,8	—	Wiederholter Versuch bei Nr. 18.
23	4. „	Frl. N.	—	—	—	14,3	14,2	—	Wiederholter Versuch bei Nr. 7.
24	14. Dez.	Frl. L.	22	1,55	48 5	—	14,6	14,7	
25	14. „	Herr W.	54	1,64	62,5	—	15,2	15,2	
26	14. „	„ M.	30	1,66	64,5	—	16,6	16,7	
27	14. „	„ B.	38	1,71	82,0	—	16,1	15,9	
28	16. „	„ L.	40	1,82	85,0	—	16,3	16,1	
29	16. „	Frau S.	46	1,51	61,0	—	12,7	12,7	

Man ersieht aus diesen Resultaten, dass bei derselben Versuchsperson der Hämoglobingehalt des aus der Fingerkuppe, dem Ohrläppchen oder der Armvene entzogenen Blutes der gleiche ist, sofern bei relativer Ruhe des ganzen Körpers untersucht wird. Scheinbare Ausnahmen von dieser Regel wie in den Versuchen Nr. 7, 13 und 18 lassen sich wohl immer auf Mängel bei der Blutentziehung zurückführen; eine Wiederholung dieser Versuche (Nr. 23, 21, 22) unter Vermeidung der Mängel führte denn auch zu übereinstimmenden Werten.

Der bedenklichste Mangel ist die Unsicherheit in der Beurteilung der Dicke und Festigkeit der Haut der Versuchsperson und ihrer Blutfülle bei der ersten Blutentziehung. Der Schnitt in die Haut fällt leicht zu oberflächlich und kurz aus, die Blutung ist ungenügend, man sucht durch Druck nachzuhelfen und führt dadurch eine Änderung in der Blutzusammensetzung herbei. Wie verschieden in dieser Beziehung die Haut bei den einzelnen Menschen ist, drängt sich wohl jedem auf, der im Kriege Tausende von Impfungen gegen Typhus und Cholera vorgenommen hat. Dieser Mangel wird sich, wenigstens bei der ersten Blutentziehung, nie ganz beseitigen lassen, da man der Haut nicht ansehen kann, wie sie sich gegenüber dem Schnitt verhalten wird.

Das gewonnene Resultat stimmt mit dem der genauesten, bisher in dieser Richtung angestellten Versuche von O. Leichtenstern[1]) überein, der beobachtete Differenzen weniger auf eine an sich verschiedene Zusammensetzung des Blutes in verschiedenen Hautbezirken als vielmehr auf die mehr oder weniger schwierige Art seiner Gewinnung aus diesen Bezirken zurückführte.

3. Schlüsse.

Der Gehalt des Blutes an Hämoglobin und Erythrocyten ist bei relativer Ruhe des gesamten Körpers im Kapillargebiet der Fingerkuppen, der Ohrläppchen und in den Venen der Ellenbogenbeuge derselbe und wird es wohl auch in allen anderen Gefässprovinzen sein, wobei von den zu- und abführenden Gefässen der blutbereitenden und blutzerstörenden Organe abgesehen werden soll.

1) O. Leichtenstern, Untersuchungen über den Hämoglobingehalt des Blutes in gesunden und kranken Zuständen. S. 27. Verlag von F. C. W. Vogel, Leipzig 1878.

Über Änderung der sauerstoffübertragenden Oberfläche des Blutes bei Änderung der respiratorischen Oberfläche der Lungen.

Von

Prof. Dr. **K. Bürker**, stud. med. **R. Ederle** und stud. med. **F. Kircher**-Tübingen.

(Mit 1 Textfigur.)

Eine ganze Reihe von Untersuchungen der letzten Jahre hat zu dem Resultate geführt, dass die respiratorische Oberfläche des Blutes, gegeben durch die Oberfläche aller im Blute enthaltenen Erythrocyten, immer dann regulatorischen Änderungen unterworfen wird, wenn die Sauerstoffversorgung des Körpers in irgendeiner Weise gestört wird. Die Störung kann sowohl in der umgebenden Luft, als auch im Körper selbst ihre Ursache haben. Ist der Luftdruck, und besonders der Sauerstoffdruck, vermindert, wie im Hochgebirge oder im pneumatischen Kabinett, so nimmt die Zahl der Erythrocyten und der Gehalt des Blutes an Hämoglobin zu, und zwar absolut, nicht nur relativ etwa durch Eindickung des Blutes. Wird ferner der Sauerstoff in der umgebenden Luft zwar unter normalen Verhältnissen dargeboten, ist aber seine Aufnahme ins Blut durch Störungen der Atmung oder des Kreislaufs erschwert, wie bei Asthma oder bei Herzfehlern, so kommt es zu der gleichen regulatorischen Änderung im Blut. Wird in beiden Fällen nach Eintritt der Blutreaktion der Sauerstoffdruck wieder erhöht oder das Hindernis für die regelrechte Sauerstoffaufnahme im Körper wieder beseitigt, dann gehen auch die Blutveränderungen wieder zurück; damit ist die Probe aufs Exempel gemacht.

Um weiteres Material in dieser Richtung beizubringen, haben stud. med. Walter und Werner Gerlach auf Veranlassung des Verfassers (B.) Versuche an sich selbst mit der die Atmung erschwerenden Kuhn'schen Saugmaske angestellt und bei täglich nur zweistündigem Gebrauch der Maske nach einigen Tagen mit der Zählmethode des Verfassers eine Zunahme der Erythrocytenzahl beobachtet, welche

im Verlauf von 2 Wochen den Wert von 5% im Mittel erreichte; die genaueren Versuchsresultate werden später veröffentlicht.

Alle diese Regulationen beruhen im letzten Grunde darauf, dass der Sauerstoffüberträger, das Oxyhämoglobin, eine dissoziable Verbindung ist, deren Dissoziation in Hb und O_2 bei vermindertem Sauerstoffdruck vermehrt und auch noch durch saure, bei ungenügender Verbrennung im Blute sich anhäufende Stoffwechselprodukte gesteigert wird. Eine genauere Darlegung dieser Verhältnisse findet man in einer früheren Arbeit des Verfassers und seiner Mitarbeiter[1]).

In dieser Arbeit wurde auf S. 513 auf einen Versuch des Verfassers hingewiesen, der in einem Falle von künstlichem Pneumothorax beim Menschen die Erythrocytenzahl und den Hämoglobingehalt zunehmen sah. Da der künstliche Pneumothorax in den letzten Jahren auch zu therapeutischen Zwecken vielfach Verwendung gefunden hat, so schien eine Fortführung der Versuche erwünscht, sie wurde schon im Jahre 1913 vorgenommen, bisher ist aber nur eine vorläufige Mitteilung[2]) darüber erschienen; im folgenden sollen ausführlichere Angaben gemacht werden.

1. Prinzipien der Untersuchung und Methodik.

Es sollte eine Beschränkung der respiratorischen Oberfläche durch Anlegung eines künstlichen, einseitigen Pneumothorax herbeigeführt werden, und die kollabierte Lunge in diesem Zustande durch Eintreiben von Stickstoff in den Pleuraraum möglichst erhalten bleiben. Vor dem Pneumothorax und in seinem Verlaufe sollte die Erythrocytenzahl und der Hämoglobingehalt genau bestimmt und daraus der Gehalt eines Erythrocyten an Hämoglobin berechnet werden zur Beurteilung darüber, ob Neubildungsprozesse vorliegen oder nicht. Es war ferner nötig, die Konzentration des Plasmas kennenzulernen, um entscheiden zu können, ob etwaige Änderungen in der Erythrocytenzahl und dem Hämoglobingehalt absolute oder nur relative, durch Eindickung oder Verdünnung des Blutes bedingte, waren. Auch sollten Blutausstrichpräparate hergestellt und gefärbt werden, um etwaige Änderungen im morphologischen Blutbild, besonders das Auftreten von Erythroblasten im Blut oder wenigstens Polychromatophilie der Erythrocyten, feststellen zu können.

---

1) K. Bürker, E. Jooss, E. Moll und E. Neumann, Die physiologischen Wirkungen des Höhenklimas. II. Zeitschr. f. Biol. Bd. 61, S. 508. 1913.

2) Zentralbl. f. Physiol., Bd. 27, S. 623. 1913.

Die Versuche wurden am Menschen, an Kaninchen und Hunden angestellt. Der Pneumothorax wurde mit dem Instrumentarium, wie es in den Kliniken zurzeit Verwendung findet, angelegt; es wurde also mit einer durchbohrten Nadel der Pleuraraum angestochen, und, wenn das Manometer deutliche Druckschwankungen beim Atmen anzeigte, die Lunge durch Eintreiben von Stickstoff vollends zum Kollabieren gebracht. Da es bei Kaninchen trotz der Verwendung von Sauerstoff vor dem Stickstoff leicht zur Luftembolie kommt, so wurde bei diesen Tieren von der Schnittmethode Gebrauch gemacht, also der Thorax in einem Interkostalraum vorübergehend geöffnet. Mit Hilfe des Röntgenapparates wurde in zweifelhaften Fällen geprüft, ob die Lunge in der Tat kollabiert war oder nicht.

Die Erythrocytenzahl wurde nach der Methode von Bürker bestimmt, und zwar mit einem mittleren Fehler von etwa 2% für jede einzelne Bestimmung, der Hämoglobingehalt mit der etwas verbesserten spektrophotometrischen Methode von Hüfner[1]) mit einem mittleren Fehler von 1%, daraus Berechnung des mittleren Gehaltes eines Erythrocyten an Hämoglobin in 10^{-12} g. Zur Ermittlung der Konzentration des durch Hirudin ungerinnbar gemachten Plasmas diente das Pulfrich'sche, von der optischen Werkstätte C. Zeiss in Jena hergestellte Eintauchrefraktometer; der damit gewonnene Brechungsexponent des Plasmas lässt Schlüsse auf den Eiweissgehalt und damit auf die Konzentration des Plamas zu[2]). Die nach der Ehrlich'schen Deckglasmethode hergestellten Blutausstrichpräparate wurden nach der neuen Methode von Pappenheim (kombiniertes May-Grünwald-Giemsa-Verfahren) gefärbt.

2. Ergebnisse der Untersuchung.

Der erste Versuch konnte am Menschen angestellt werden und betraf eine 17 Jahre alte Fabrikarbeiterin Ch. Sch., die wegen

---

1) Siehe die weitere Arbeit von K. Bürker in dieser Festschrift: Vergleichende Untersuchungen über den Gehalt des menschlichen Blutes usw.

2) Wir sind Herrn Prof. Dr. Otfried Müller, der uns einen Pneumothoraxfall in seiner Klinik zur Untersuchung überliess, Herrn Oberarzt Dr. Weitz, der uns in einer Reihe von Fällen den Pneumothorax anlegte und die Nachfüllung mit Stickstoff besorgte, Herrn Prof. Dr. Naegeli, der uns das Refraktometer der Poliklinik zur Verfügung stellte, und Herrn Prof. Dr. Linser, der uns die Untersuchung der Tiere vor dem Röntgenschirm ermöglichte, zu besonderem Danke verpflichtet.

Lungenspitzentuberkulose in der Tübinger medizinischen Klinik behandelt, und der zu therapeutischen Zwecken ein rechtsseitiger künstlicher Pneumothorax angelegt wurde. Am 26. März 1913 wurde der Patientin vor der Operation, und zwar um 8 Uhr 40 Min. morgens, Blut aus dem Ohrläppchen zur Ermittlung der Erythrocytenzahl und des Hämoglobingehaltes entzogen. Darauf wurde von Herrn Oberarzt Dr. Weitz der Pneumothorax angelegt und unter dem Druck von Stickstoff die Lunge zuerst langsam, dann rascher zum Kollabieren gebracht. Um 9 Uhr 25 Min. wurde nochmals Blut entzogen, desgleichen im Laufe des Nachmittags. Die weiteren Blutentziehungen erfolgten zuerst in kleineren, dann in grösseren Zeitabständen. Je am 29. März, am 1., 9. und 17. April, am 2. und 15. Mai wurde Stickstoff nachgefüllt. Wegen profuser Menstrualblutungen, die schon seit Januar bestanden, alle 8 Tage wiederkehrten und 3—4 Tage anhielten, wurde Patientin am 23. April in der Tübinger Frauenklinik untersucht mit dem Resultate, dass auch eine tuberkulöse Erkrankung der Beckenorgane angenommen werden musste. Das Befinden änderte sich im Laufe der Untersuchung im Sinne einer Besserung. Mitte Mai hielt sich Patientin bei schönem Wetter im Freien auf, bald darauf konnte Patientin aus der Klinik entlassen werden. Die Resultate der Untersuchung sind in der folgenden Tabelle niedergelegt.

Versuch vom 26. März bis 17. Mai 1913.

Datum	Erythrocytenzahl in Mill. in 1 cmm Blut	Hämoglobingehalt in g in 100 ccm Blut	Mittlerer Hämoglobingehalt eines Erythrocyten in 10^{-12} g	Bemerkungen
26. März	4,25	11,3	26,6	Vor dem Pneumothorax.
26. März morg	3,99	11,3	28,3	Nach dem Pneumothorax.
26. „ mitt.	4,19	11,4	27,2	do.
27. „	4,23	11,4	27,0	
29. „	4,47	11,7	26,2	Nachfüllung von Stickstoff.
31. „	4,19	11,7	27,9	Am 1. April Nachfüllung von Stickstoff.
2. April	4,51	11,9	26,4	
4. „	4,38	11,8	26,9	
7. „	4,41	11,8	26,8	Am 9. April Nachfüllung von Stickstoff.
12. „	4,73	12,0	25,4	Am 17. April Nachfüllung von Stickstoff.
23. „	4,54	12,1	26,7	
17. Mai	4,76	12,1	25,4	Am 2. und 15. Mai Nachfüllung von Stickstoff.

Betrachtet man die Resultate, besonders die mit grösserer Genauigkeit ermittelten Hämoglobinwerte, eingehender, so ergibt sich zweifellos vom Tage der Operation an eine beständige Zunahme des Hämoglobins im Blute, der Gehalt ist von 11,3 auf 12,1 g, also um 7,1 % gestiegen. Auch die Blutkörperchenzahl hat deutlich zugenommen, und zwar von 4,25 auf 4,76 Millionen oder um 12,0 %. Die Schwankungen im Gehalte eines Erythrocyten an Hämoglobin sind bis zum 7. April zu Schlussfolgerungen nicht recht verwertbar, von da an könnte man aus den durchschnittlich geringeren Werten auf erhöhte Neubildung schliessen, die auch in der stärkeren Zunahme der Erythrocyten und des Hämoglobins ihren Ausdruck findet. Die Blutreaktion gewinnt noch dadurch an Bedeutung, dass sie trotz profuser, sich öfters als normal wiederholender Menstrualblutungen zustande kam.

Im ganzen ist freilich der Fall nicht eindeutig, es liegt eben immerhin eine schwere Erkrankung vor. Weitere Fälle von Pneumothorax am Menschen standen uns nicht zur Verfügung, es wurde daher zu Versuchen an Tieren geschritten.

Zunächst seien die Resultate der an Kaninchen angestellten Versuche mitgeteilt. Gleich das erste Tier, ein weisses Männchen von 2,0 kg Körpergewicht, das eine Erythrocytenzahl von 5,72 Millionen, einen Hämoglobingehalt von 13,3 g und demnach $23{,}2 \cdot 10^{-12}$ g Hämoglobin im Mittel in einem Erythrocyten aufwies, ging beim Anlegen des Pneumothorax nach der Stichmethode zugrunde. Nicht besser erging es zwei weiteren Tieren, das Blutplasma des einen Tieres zeigte einen Brechungsexponenten von 1,3464, entsprechend einem Eiweissgehalt von 6,1 %; der Hämoglobingehalt des anderen, 3,85 kg schweren Tieres betrug 12,5 g, bei ihm war, wie wohl auch in den beiden anderen Fällen, Luftembolie die Ursache des Todes.

Da also die Stichmethode trotz derselben Vorsichtsmaassregeln wie beim Menschen versagte, so wurde die Schnittmethode angewendet, und der Thorax auf einer Seite in einem Zwischenrippenraum vorübergehend geöffnet. Gleich der erste Versuch an einem grauen männlichen Tier gelang, einen kranken Eindruck machte es im Laufe des Versuchs nicht.

Versuch vom 19. bis 26. Juni 1913.

Am 19. Juni abends 7 h rechtsseitiger Pneumothorax nach der Schnittmethode angelegt, vorher Blut entzogen. Nächste Blutentziehung am 20. Juni morgens 9½ h.

Datum	Körpergewicht in kg	Erythrocytenzahl in Mill. in 1 cmm Blut	Hämoglobingehalt in g in 100 ccm Blut	Mittlerer Hämoglobingehalt eines Erythrocyten in 10^{-12} g	Brechungsexponent des Plasmas bei 17,5° C.	Berechnete Eiweissprozente des Plasmas	Bemerkungen
19. Juni	2,65	5,31	12,5	23,5	—	—	Vor dem Pneumothorax.
20 Juni	2,65	5,30	11,8	22,3	1,3456	5,6	Nach dem Pneumothorax.
23. „	2,55	6,10	12,9	21,1	1,3468	6,3	
26. „	2,40	6,58	13,4	20,4	1,3470	6,4	

Im Verlaufe von 7 Tagen hat demnach die Erythrocytenzahl um 23,9% und der Hämoglobingehalt um 7,2% zugenommen, während der mittlere Gehalt eines Erythrocyten um 13,2% abgenommen hat. Da der Eiweissgehalt des Plasmas etwas zugenommen hat, so ist in Erwägung zu ziehen, ob nur Eindickung des Blutes vorliegen könnte. Das kann aber nicht der Fall gewesen sein, denn sonst müsste Erythrocytenzahl und Hämoglobingehalt in gleichem Verhältnis zugenommen haben, was aber mit der Wirklichkeit nicht übereinstimmt. Wie es bei Neubildungsprozessen vielmehr meist zu beobachten ist, hat die Erythrocytenzahl rascher zugenommen als der Hämoglobingehalt.

Ein weiterer derartiger Versuch an einem männlichen Kaninchen führte zu folgenden Resultaten:

Versuch vom 20. Juni bis 3. Juli 1913.

Am 20. Juni 4 h Blut entzogen, 5 h Pneumothorax nach der Schnittmethode angelegt. Nächste Blutentziehung am 21. Juni 12 h.

Datum	Körpergewicht in kg	Erythrocytenzahl in Mill. in 1 cmm Blut	Hämoglobingehalt in g in 100 ccm Blut	Mittlerer Hämoglobingehalt eines Erythrocyten in 10^{-12} g	Brechungsexponent des Plasmas bei 17,5° C.	Berechnete Eiweissprozente des Plasmas	Bemerkungen
20. Juni	2,0	5,85	12,6	21,5	1,3457	5,6	Vor dem Pneumothorax.
21. Juni	1,9	5,62	12,3	21,9	—	—	Nach dem Pneumothorax.
24. „	1,8	6,10	13,1	21,5	1,3481	7,1	
27. „	1,9	5,60	11,6	20,7	1,3466	6,2	Nach dem Versuch Pneumothorax erneuert.
30. „	1,8	5,75	—	—	—	—	
1. Juli	1,8	5,91	—	—	—	—	
2. „	1,7	5,97	12,3	20,6	—	—	
3. „	1,7	5,82	12,0	20,6	—	—	

Ein wesentlicher eindeutiger Einfluss des Pneumothorax auf die Zusammensetzung des Blutes ist nicht nachzuweisen.

Bei diesen Versuchen an Kaninchen hat sich wiederum gezeigt, dass sich diese Tiere zu Blutexperimenten wenig eignen. Schon die Blutentziehung begegnet grösseren Schwierigkeiten als beim Menschen. Man ist auf das Ohr als Ort der Blutentnahme angewiesen, die Ohrgefässe füllen und entleeren sich aber in einem von der Herztätigkeit unabhängigen Rhythmus durch langsame Erschlaffung und Kontraktion der glatten Muskulatur der Gefässe. Die Blutung ist oft ungenügend; in einem besonderen, hier nicht verwerteten Falle kam es sogar zu einer umfangreichen Gerinnung des Blutes in den Gefässen bei Eröffnung derselben. Dazu kommt noch, dass bei den in Gefangenschaft lebenden Tieren mit ihrem beschränkten Bewegungskreis das Reaktionsbedürfnis wohl nur ein geringes ist.

Es wurden daher auch noch Versuche an Hunden angestellt.

Einem weiblichen Hund wurde vor dem Anlegen des Pneumothorax dreimal Blut entzogen, um die Normalwerte genauer ermitteln zu können. Dann wurde der Pneumothorax nach der Stichmethode hergestellt, wobei 310 ccm Stickstoff in den Pleuraraum eingeführt wurden, und im Verlauf von 3 Tagen zweimal die Blutwerte bestimmt. 3 Tage darauf wurde der Pneumothorax unter Nachfüllung von 300 ccm Stickstoff erneuert und nochmals das Blut untersucht, wie die folgende Tabelle zeigt:

Versuch vom 10. bis 18. Juni 1913.

Datum	Körpergewicht in kg	Erythrocytenzahl in Mill. in 1 cmm Blut	Hämoglobingehalt in g in 100 ccm Blut	Mittlerer Hämoglobingehalt eines Erythrocyten in 10^{-12} g	Brechungsexponent des Plasmas bei 17,5° C.	Berechnete Eiweissprozente des Plasmas	Bemerkungen
10. Juni morgens 9 h	5,9	6,45	18,5	28,7	—	—	Vor dem Pneumothorax.
10. Juni abends 5½ h	5,9	6,33	17,6	27,8	1,3485	7,3	do.
11. Juni	5,9	6,86	18,8	27,4	1,3478	6,9	do.
12. Juni	5,8	7,08	18,9	26,7	—	—	Nach d. Pneumothorax.
14. „	5,8	7,08	17,9	25,3	1,3474	6,7	
18. „	5,5	7,92	20,1	25,4	1,3478	6,9	Am 17. Juni Pneumothorax erneuert.

Der Normalwert beträgt im Mittel 6,55 Millionen Erythrocyten, 18,3 g Hämoglobin, $28{,}0 \cdot 10^{-12}$ g mittlerer Hämoglobingehalt eines Erythrocyten und 1,3482 Brechungsexponent des Plasmas bzw. 7,1 % Eiweiss. Am Tage nach Anlegung des Pneumothorax war eine geringe Zunahme der Erythrocytenzahl und des Hämoglobingehaltes zu konstatieren, eine Abnahme im Gehalte eines Erythrocyten an Hämoglobin. Nach Erneuerung des Pneumothorax stiegen Erythrocytenzahl und Hämoglobingehalt deutlich an, und zwar die erstere sogar um 20,9 %, die letztere um nur 9,8 % gegenüber dem Normalwert, also wiederum wie bei Neubildungsprozessen.

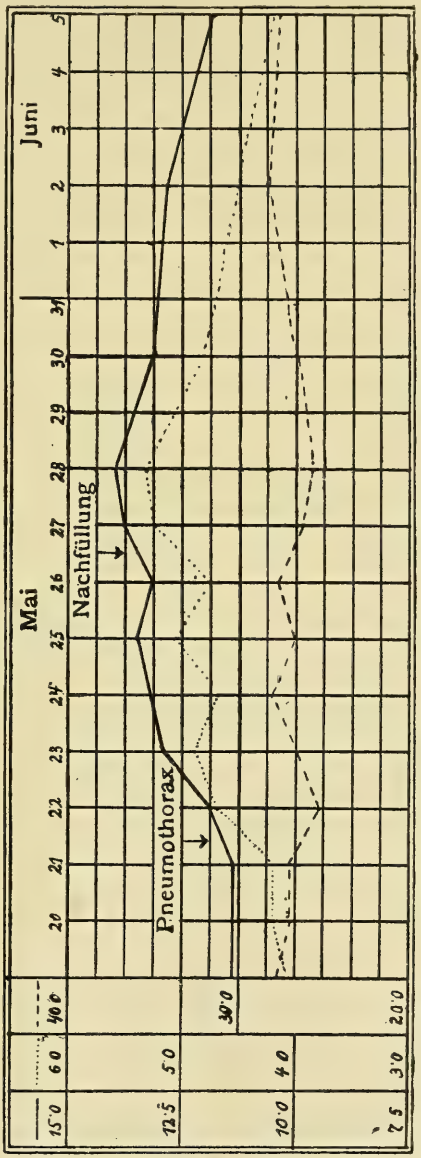


Fig. 1. Änderung in der Zusammensetzung des Blutes nach künstlichem Pneumothorax.
——— Hämoglobingehalt in Gramm in 100 ccm Blut, ... Erythrocytenzahl in Millionen in 1 cmm Blut,
– – – – – Gehalt eines Erythrocyten an Hämoglobin in 10^{-12} g.

Eindickung des Blutes kann auch hier nicht in Betracht kommen, um so weniger, als der Brechungsexponent des Plasmas eher ab- als zugenommen hat.

Zu überzeugenden Resultaten führte schliesslich ein gut gelungener Versuch an einem männlichen Foxterrier. Der Hund wurde an 3 Tagen voruntersucht, die Blutentziehung gelang gut. Am vierten Tage wurde der Pneumothorax auf der rechten Seite nach der Stichmethode in

schwacher Morphiumnarkose angelegt und die kollabierte Lunge noch durch Eintreiben von 400 ccm Stickstoff in den Pleuraraum komprimiert. Das Tier war daraufhin etwas dyspnoisch und speichelte. Eine Stunde nach der Operation wurde wiederum Blut entzogen. Schon am nächsten Tage war das Tier wieder so munter, als ob nichts geschehen wäre, und blieb es auch in der Folgezeit. Am achten Tage ergab eine Röntgenuntersuchung, dass die Lunge noch ziemlich komprimiert war, es konnten aber noch 255 ccm Stickstoff nachgefüllt werden. Die Versuchsresultate sind in der folgenden Tabelle enthalten und durch die Kurven der Fig. 1 graphisch dargestellt.

Versuch vom 19. Mai bis 6. Juni 1913.

Datum	Körpergewicht in kg	Erythrocytenzahl in Mill. in 1 cmm Blut	Hämoglobingehalt in g in 100 ccm Blut	Mittlerer Hämoglobingehalt eines Erythrocyten in 10^{-12} g	Bemerkungen
19. Mai	6,4	4,12	11,4	27,7	Vor dem Pneumothorax.
20. „	6,4	4,17	11,4	27,3	do.
21. „	6,3	4,18	11,4	27,3	do.
22. Mai	6,3	4,63	11,9	25,6	Nach dem Pneumothorax.
23. „	6,4	4,87	12,9	26,4	
24. „	6,4	4,70	13,1	27,9	
25. „	6,4	5,07	13,5	26,6	
26. „	6,4	4,78	13,1	27,4	Nach der Blutentziehung Pneumothorax erneuert.
27. „	6,3	5,23	13,8	26,4	
28. „	6,4	5,35	13,9	26,0	
30. „	6,2	4,83	13,0	26,9	
2. Juni	6,3	4,53	12,8	28,3	
5. „	6,4	4,22	11,7	27,7	

Der Normalwert betrug als Mittel aus drei sehr gut übereinstimmenden Werten 4,16 Millionen Erythrocyten, 11,4 g Hämoglobin und $27{,}4 \cdot 10^{-12}$ g Hämoglobin eines Erythrocyten. Schon 1 Stunde nach Anlegung des Pneumothorax hat die Erythrocytenzahl um 11,3 %, der Hämoglobingehalt um 4,4 % zugenommen, der Gehalt eines Erythrocyten dagegen um 6,2 % abgenommen. In den darauffolgenden Tagen nahm die Erythrocytenzahl um fast 1 Million oder um 21,9 % zu, stetig erfolgte auch der Anstieg des genauer bestimmbaren Hämoglobinwertes bis zu 13,5 g oder um 18,4 %, der mittlere Hämo-

globingehalt eines Erythrocyten lag mit $26{,}6 \cdot 10^{-12}$ g im Mittel von vier Bestimmungen um 3 % tiefer als der Normalwert. Eine erneute Kompression der Lunge hatte schon am nächsten Tage, noch mehr am übernächsten eine Zunahme der Erythrocytenzahl und des Hämoglobingehaltes zu den maximalen Werten 5,35 Millionen und 13,9 g im Gefolge, die um 28,6 bzw. 21,9 % höher lagen als die Normalwerte, und eine Abnahme des Gehaltes eines Erythrocyten auf $26{,}0 \cdot 10^{-12}$, also um 5,1 %. In den folgenden Tagen nahmen die ersteren Werte offenbar mit fortschreitender Ausdehnung der Lunge wieder stetig ab, der letztere zu, um nach 8 Tagen die Normalwerte fast wieder zu erreichen. Das tatsächliche Wohlbefinden des Tieres von dem Tage nach der Operation an äusserte sich auch darin, dass das Körpergewicht während der ganzen Versuchsdauer praktisch gleichgeblieben ist.

Die morphologische Untersuchung des Blutes ergab in den Fällen, in welchen sie durchgeführt wurde, keine Anzeichen für eine starke, mit dem Auftreten polychromatophiler Erythrocyten oder gar Erythroblasten in der Blutbahn verbundene Neubildung des Blutes.

3. Zusammenfassung und Schlüsse.

Die Versuche haben ergeben, dass nach Anlegung eines einseitigen Pneumothorax die Blutzusammensetzung in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle sich ändert, und zwar nimmt die Erythrocytenzahl und der Hämoglobingehalt des Blutes absolut zu, erstere aber meist stärker als letztere, so dass also hämoglobinärmere Erythrocyten zirkulieren. Die Blutreaktion ist nicht sehr stark, aber doch deutlich ausgesprochen, und zwar ist sie schon meist an dem der Operation folgenden Tage nachweisbar und nimmt mit der Dauer des Pneumothorax zu. Mit dem Schwinden des Pneumothorax nehmen auch die Blutwerte wieder ab.

Daraus und in Übereinstimmung mit den im Hochgebirge und mit der Kuhn'schen Saugmaske gewonnenen Resultaten muss geschlossen werden, dass ein grösserer Sauerstoffvorrat ohne weiteres dem Körper nicht zur Verfügung steht, dass jedenfalls eine Verkleinerung der respiratorischen Oberfläche der Lungen meist zu Sauerstoffhunger führt, der durch Vergrösserung der sauerstoffübertragenden Oberfläche des Blutes gestillt wird. Die Anpassung der sauerstoff-

übertragenden Oberfläche an die durch den Pneumothorax bedingten neuen Verhältnisse erfolgt rasch, es müssen also in den blutbereitenden Organen, besonders im Knochenmark, Reserven zur Verfügung stehen. Hält der durch den Pneumothorax gesetzte Sauerstoffhunger an, so stellen sich die blutbereitenden Organe im Verlaufe von einigen Tagen auf ein höheres Niveau der Blutneubildung ein, um mit dem Verschwinden des Hungers wieder in das frühere Tempo der Blutregeneration zu verfallen.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Leipzig.)

Über die Deformation von Vokalkurven.

Von

E. Th. v. Brücke und **S. Garten.**

(Mit 8 Textfiguren und Tafel I und II.)

Für die Untersuchung der Vokale hat Grützner[1]), wie er auf der Naturforscherversammlung 1891 kurz mitteilte, einen ganz neuen, originellen Weg eingeschlagen. Vor ihm hatte man, worauf sein Schüler Sauberschwarz[2]) hinwies, zur Feststellung der im Vokallaut enthaltenen Schallschwingungen nur folgende Mittel verwendet: Entweder suchte man durch das Gehör, das man bisweilen noch durch Resonatoren unterstützte, die betreffenden Schwingungen zu erkennen, oder man benutzte die registrierte Schwingungskurve zur Ermittlung der Komponenten, oder endlich, man versuchte durch Zusammensetzung bestimmter Schwingungen den Vokalklang künstlich zu erzeugen und damit die betreffenden Töne als für den Vokal wesentlich zu kennzeichnen. Grützner hat nun festgestellt, dass charakteristische Änderungen des gesungenen Vokals eintreten, wenn bestimmte Schwingungen des Vokalklanges durch Interferenz vernichtet oder abgeschwächt werden.

Die Interferenz der Schwingungen konnte Grützner unter anderem dadurch hervorbringen, dass er in gleicher Weise, wie vor ihm Quincke[3]), den Schall durch ein Rohr mit einem am Ende geschlossenen Seitenast leitete. Je nach der Länge dieses am Ende verschlossenen Seitenrohres müssen bestimmte, im Seitenrohr reflektierte Schwingungen durch Interferenz die entsprechenden, im Hauptrohr verlaufenden Schwingungen abschwächen. So wird zum Beispiel eine in dem Klang enthaltene Schwingung geschwächt, deren Wellen-

1) Grützner, Verhandlungen Deutscher Naturforscher und Ärzte 64. Versammlung S. 147 Halle 1892.

2) Sauberschwarz, Interferenzversuche mit Vokalklängen. Pflüger's Arch. Bd. 61. 1895.

3) Quincke, Poggendorff's Annalen der Physik und Chemie, 5. Reihe, Bd. 128 S. 177.

länge das Vierfache der Länge des geschlossenen Seitenastes beträgt. Muss doch in diesem Falle die im Seitenrohr reflektierte Welle sich mit einer Phasenverschiebung von $^1/_2\ \lambda$ zur Schwingung im Hauptrohr algebraisch addieren. Daneben erfahren aber auch die ungeradzahligen Partialtöne eine entsprechende Abschwächung. So wird zum Beispiel für den dritten Partialton (wenn wir den Grundton, wie üblich, als ersten Partialton bezeichnen) die gleiche Rohrlänge $^3/_4$ Wellenlänge betragen, bei Reflexion wird also die reflektierte Wellenlänge mit einer Verspätung von $1^1/_2$ Wellenlänge mit der im Hauptrohr verlaufenden zusammentreffen. Der gleiche Phasenunterschied von $^1/_2\ \lambda$ würde für alle ungeradzahligen Partialtöne gelten [1]). Grützner und Sauberschwarz konnten also auf diesem Wege feststellen, welche Komponenten der Vokalschwingungen vernichtet oder abgeschwächt werden mussten, um eine subjektiv deutlich wahrnehmbare Veränderung des Vokalcharakters zu erzielen [2]).

Man kann nun von vornherein erwarten, dass die dem Ohr

---

1) Für die Entstellung der Vokalkurven ist hierbei aber der Umstand nicht unwesentlich, dass im Beginn einer jeden Schwingungsreihe, wenn als Ton, der durch Interferenz auszulöschen wäre, ein Formant angenommen wird, erst nach Ablauf einer durch die eingestellte Rohrlänge bestimmten Zeit die Beeinflussung der Schwingung im Hauptrohr durch Reflexion im Nebenrohr erfolgen kann. So werden alle ungeradzahligen Partialtöne, wenn das Seitenrohr auf Interferenz des Grundtons eingestellt ist, zu der gleichen Zeit beeinflusst, während der die Schwingungen des Grundtons sich im Hauptrohr um $^1/_2\ \lambda$ unverändert weiterverbreitet haben. Bei dem dritten und fünften Partialton werden aber vor Eintreffen der reflektierten Welle $^3/_2$, $^5/_2$ usw. Wellenlängen in der gleichen Zeit durch den Querschnitt des Hauptrohres gegangen sein. Ebenso muss aber auch nach Durchgang der letzten Schwingung durch das Hauptrohr eine entsprechende Nachwirkung der reflektierten Wellen eintreten, die dann zunächst mit der ersten Welle einer neuen Schwingungsreihe interferiert.

2) Nachschrift bei der Korrektur. In neuerer Zeit hat, wie wir leider erst nachträglich fanden, Köhler in seiner Arbeit: Akust. Untersuchungen. II. Zeitschr. f. Psych. Bd. 58 S. 59. 1911, nach dem Vorgang von Grützner den Quincke'schen Apparat zur Untersuchung über subjektiv wahrnehmbare Änderungen der Vokalschwingungen benutzt. Er kommt durch gut überlegte, zunächst sehr überzeugende Versuche zu dem Ergebnis, dass die Hermann'sche Formantentheorie nicht aufrechterhalten werden kann. Während Drucklegung unserer Arbeit (August—Dezember 1916) hat der eine von uns (G.), um die Zulässigkeit der Schlussfolgerung Köhler's zu prüfen, die Eigenschaften des Quincke'sche Apparates eingehender untersucht und wird das Ergebnis, welches auch unsere hier mitgeteilten Beobachtungen aufklärt und ergänzt, demnächst voraussichtlich in den Abhandl. d. Sächs. Gesell. d. Wissensch. mitteilen.

deutlichen Abweichungen vom normalen Vokalklang, wie sie bei den beschriebenen Interferenzversuchen erzielt wurden, auch bei der graphischen Verzeichnung durch einen Schallschreiber in der Schwingungskurve zum Ausdruck kommen, vorausgesetzt, dass die Registrierung genügend genau erfolgte. Es würden sich dann die objektiv nachweisbaren Unterschiede der Schallkurven mit den subjektiv feststellbaren Unterschieden des Klanges in Verbindung setzen lassen, ja, wenn die Verzeichnung genügend getreu ist, würde man so zu dem Ergebnis gelangen können, dass eine bestimmte, nachweisbare Veränderung der Schallkurve zu einer ganz charakteristischen Veränderung des Vokalklanges führen würde. Da für die Grundlage des Vokalklanges noch immer keine, von allen Seiten angenommene Erklärung gegeben ist, ist jeder Beitrag, der die Beziehungen zwischen Vokalklang und Schallkurve vertieft, für unsere Vokaltheorien von Bedeutung. Wir haben deshalb für einen Teil der Sauberschwarz'schen Versuche durch Registrierung der durch den Interferenzapparat deformierten Vokalklänge solche Beziehungen festzustellen gesucht. Aus äusseren Gründen mussten wir uns darauf beschränken, die Versuche an einem Beispiel, dem von einer Männerstimme gesungenen Vokal *a*, durchzuführen. Wie im folgenden gezeigt werden soll, ist es uns gelungen, nachzuweisen, dass bei stärkerer Deformierung des Klanges auch stärkere Veränderungen der Kurvenform auftreten. Allerdings stehen der genaueren Analyse der Kurven, wie wir weiter unten noch erörtern werden, besondere Schwierigkeiten entgegen. Jedenfalls ist durch unsere Versuche aber der Beweis geliefert, dass sich für die Vokale mit niedrigerem Formanten mit den gegenwärtigen Hilfsmitteln ein eingehender Vergleich der objektiv und subjektiv nachweisbaren Veränderungen wird durchführen lassen.

Beschreibung der Versuchsanordnung.

Das zur Veränderung des Vokalklanges dienende Interferenzrohr war dem von Sauberschwarz beschriebenen genau nachgebildet. Von dem 90 cm langen und 1 cm weiten Hauptrohr (vgl. umstehende Textfigur) zweigten sich senkrecht zu ihm sechs ebenfalls 1 cm weite Seitenröhren ab, in denen an Metallstäben befestigte Holzstempel verschoben werden konnten. An einer an den Metallstäben angebrachten Millimeterteilung liess sich die jeweilige Länge der mit dem Hauptrohr kommunizierenden Rohrstrecken ablesen. Durch

Einschieben der Stempel konnten wir die Länge derselben weitgehend verändern und bis auf Null reduzieren.

Um namentlich bei dem Abhören der Vokalklänge durch die Zuleitung des Schalles, der seinen Weg durch die äussere Luft nahm, nicht gestört zu werden, wurden, ähnlich wie bei den Sauberschwarz'schen Versuchen, die Vokale bei geschlossener Doppeltür im Nebenzimmer in einen 6 cm weiten und 5 cm hohen Glastrichter

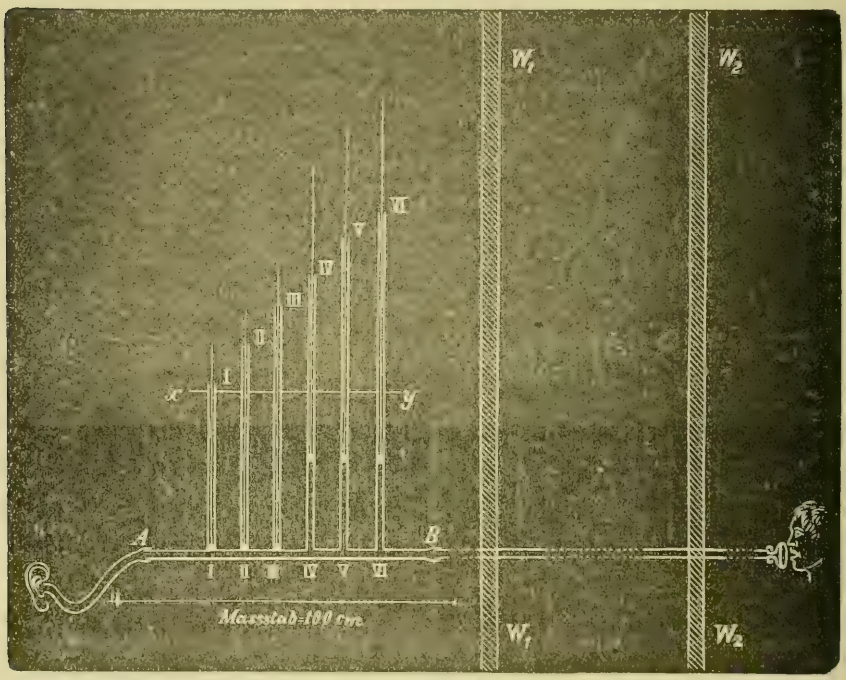


Fig. 1.

gesungen. Von diesem wurde der Schall durch einen 30 cm langen und 8 mm weiten Gummischlauch, der durch ein Loch in der Wand ging, dem Interferenzrohr zugeleitet. Am anderen Ende des Hauptrohres des Interferenzapparates war ein 25 cm langer, 9 mm weiter Gummischlauch befestigt, der an seinem freien Ende ein Glasröhrchen trug, das der Beobachter in den äusseren Gehörgang einführte oder im Fall der Registrierung durch ein Schlauchstück von 30 cm Länge und 5 mm Durchmesser mit der Kammer des Garten'schen Schallschreibers verband. Auf die Einrichtung desselben und die Methode der Registrierung braucht hier nicht näher eingegangen zu

werden, da sie erst kürzlich ausführlich beschrieben wurde[1]). Auf dem Film haben wir unter der vom schwingenden Eisenteilchen geschriebenen Kurve in der Regel die Schwingungen einer elektromagnetisch betriebenen Stimmfeder von 94,5 Schwingungen, bisweilen auch die Schwingung einer Stimmgabel von 60 V.-D. registriert.

Als Grundton, auf den die Vokale gesungen wurden, wählten wir für die Versuche mit der Männerstimme meist *c* (128 Schwingungen). Für die gelegentlichen Versuche an einer Frauenstimme nahmen wir als Grundton c^1 (256 Schwingungen). Die Versuchsperson gab sich den Ton zunächst mit einer Stimmgabel an und sang den Vokal erst einige Male zur Probe, um die Stärke zu finden, bei der die Schwingungen des Eisenteilchens eine für die Registrierung geeignete Grösse hatten. Dann wurde auf ein verabredetes Zeichen beim nächsten Singen die Aufnahme vorgenommen. Da zu vermuten war, dass durch das lange Zuleitungsrohr allein schon eine gewisse Entstellung des Vokalklanges und Kurvenbildes eintreten würde, haben wir in vielen Fällen zum Vergleich auch unmittelbar am Schallschreiber den Vokalklang in einen Glastrichter singen lassen, der durch den kurzen Gummischlauch von 30 cm mit der Kammer des Schallschreibers in Verbindung gesetzt war.

I. Veränderung des Vokalklanges durch den Versuch, den oder die Formanten bzw. Resonanztöne zu beeinflussen.

a) Veränderung des Vokalklanges durch den Versuch, die Formantschwingungen mittels Interferenz der in den Seitenröhren reflektierten Schwingungen zu schwächen.

Wie schon Sauberschwarz gefunden hatte, wurde ein deutlich gesungenes *A* „bei Auslöschung nur eines (Hermann) oder nur des tieferen Formanten[2]) (Pipping) mit nasalem Beiklang nach *O* zu verschoben, nach Auslöschung auch des zweiten, höheren (Pipping) ganz vernichtet. Man hört nur ein unbestimmtes, näselndes *N*“. Die Rohrlängen, bei denen dies in den Sauberschwarz'schen

1) S. Garten, Ein Schallschreiber mit sehr kleiner Seifenmembran. Annalen der Physik, 4. Folge, Bd. 48. 1915.

2) Wir haben bei diesem Zitat natürlich den für Hermann zu Recht bestehenden Ausdruck Formant beibehalten, sind uns aber bewusst, dass wir hier im Sinne Pipping's nur vom mittleren Ton des Verstärkungsgebietes oder „Resonanzton“ sprechen dürfen. Nachschrift bei Korrektur: Vgl. hierzu Köhler, a. a O. S. 69.

Versuchen auftrat, waren 10,2 und 7,7 cm, entsprechend den Schwingungszahlen von 830 und 1108. Für die Stimme des einen von uns (G.) fand sich die weitestgehende Entstellung des *A* bei den Rohrlängen von 11,0 und 6,6 cm. Wir bezeichneten den bei dieser Stellung gehörten Laut allerdings mehr als ein blökendes *O* oder *OE*. Auch bei anderen Männerstimmen erhielten wir bei den gleichen Stellungen der Interferenzröhren ähnliche Ergebnisse. Im folgenden soll diese Stellung der Seitenröhren kurz als „Kompensationsstellung" bezeichnet werden. Wurden die Seitenröhren alle eingeschoben, im folgenden als „Nullstellung" bezeichnet, so war trotz der verhältnismässig langen Rohrleitung ein ziemlich klares *A* zu hören. Diesen subjektiv wahrnehmbaren Veränderungen im Klang entsprechen nun auch ganz regelmässige Unterschiede im Kurvenbilde.

Fig. 1 zeigt zunächst ein durch die Rohrleitung gesungenes *A* bei Nullstellung der Seitenröhren. Wie bei vielen anderen *A*-Kurven, die auf einen tiefen Grundton gesungen wurden, treten am Beginn jeder Grundtonperiode mehrere steile und ziemlich regelmässige Schwingungen auf, die während einer solchen Periode oft ganz abklingen können bzw. durch Interferenz mit anderen gleichzeitig vorhandenen Schwingungen vernichtet werden[1]).

Wie der eine von uns bei anderer Gelegenheit ausführlicher darlegen wird, empfiehlt es sich, wenn man die während jeder Grundtonperiode auftretende wesentlichste Schwingung in ihrer Tonhöhe vorläufig kennzeichnen will, nur die Länge der ersten Schwingung auszumessen und dabei die Entfernung vom ersten bis zum zweiten Wellental zu bestimmen. Während die folgenden Wellen innerhalb jeder Grundtonperiode in ihrer Länge sich sehr verschieden verhalten können, zeigt die erste in der beschriebenen Weise gemessene Schwingung eine ganz auffallende Konstanz. So hatte G. zum Beispiel gefunden, dass bei Registrierung des innerhalb einer ganzen Oktave von einer geschulten Altstimme gesungenen *A* jene erste Schwingung ganz unbedeutende Änderungen in der Länge

1) So erwähnt Hermann (Neue Beiträge zur Lehre von den Vokalen. Pflüger's Arch. Bd. 141. 1911) auf S. 31, dass bei den tieferen *A*-Kurven schwingungsfreie Strecken auftreten. Auch bildet er schon 1895 (Pflüger's Arch. Bd. 161) *A*-Kurven ab, die für längere Strecken schwingungsfrei sind und nur zwei bis drei Formantschwingungen erkennen lassen. Der eine von uns (Garten, Ein Schallschreiber mit sehr kleiner Seifenmembran. Ann. d. Physik 4. Folge, Bd. 48. 1915) hat ebenfalls dieses Verhalten häufig gesehen, beispielsweise in Fig. 23 Taf. VIII abgebildet und auf S. 302 besprochen.

zeigte. Es würde das mit den früheren Angaben Hermann's u. a. übereinstimmen, dass der *A*-Formant bei Änderung des Grundtons sich nicht wesentlich ändert.

In der Fig. 1 beträgt die Schwingungszahl des Grundtones 131,8. Es war also die Abweichung von dem mit der Stimmgabel angegebenen *C* (128) nicht zu beträchtlich. Die Schwingungszahl des in obiger Weise ausgemessenen Formanten betrug 776,6. Neben der Ausmessung desselben haben wir aber, um namentlich auch einen Vergleich mit den gleich zu besprechenden, durch Interferenz deformierten Kurven zu gewinnen, die Abstände der vier ersten Gipfel, also die Länge der drei ersten Teilschwingungen gemessen und den Mittelwert berechnet. Wir sind uns natürlich bewusst, dass bei der sicher erwiesenen [1]) Zusammensetzung der in jeder Grundtonperiode ablaufenden Schwingungen aus solchen verschiedener Wellenlänge eine solche Messung nichts über die Frequenz der Einzelschwingung aussagen kann, und nur dazu dienen soll, die äussere Erscheinung der resultierenden Kurve zu kennzeichnen. In der Fig. 1 sieht man ja auch deutlich, dass die einzelnen Gipfelabstände, entsprechend der Kompliziertheit der Kurve, auch sehr wechselnd sind. Der Abstand vom ersten Gipfel zum zweiten Gipfel ist deutlich kleiner als der vom zweiten zum dritten Gipfel, und der Abstand vom dritten zum vierten Gipfel ist wieder wesentlich kleiner als der vom zweiten zum dritten Gipfel. Rechnet man in der ebengenannten Weise aus den drei ersten Schwingungen die „Durchschnittsschwingung" — wie wir im folgenden den Mittelwert nennen wollen — aus, so ergeben sich in drei sich folgenden Grundtonperioden die Schwingungszahlen 699,7, 711,8, 706,2.

In Fig. 2 wurde nun unmittelbar danach auf fast genau den gleichen Grundton (126,4) der Vokal *A* gesungen, nachdem die Stempel der Seitenröhren in die Kompensationsstellung geschoben worden waren. Man sieht ohne weiteres, dass die beschriebene, subjektiv deutlich wahrnehmbare Änderung des Klanges tatsächlich auch von einer ganz charakteristischen Änderung der Schallkurve begleitet ist. Statt der ersten steilen Formantschwingung zeigt die

1) Die wechselnden Abstände der kleinen Kurvengipfel, wie sie am Ende der Grundtonperiode beispielsweise auch in Fig. 1 zu erkennen sind, lassen sich wohl nur durch die Annahme erklären, dass mehrere Schwingungen verschiedener Frequenz miteinander interferieren.

Kurve anfangs einen ganz langsamen, dann allmählich steiler werdenden Anstieg zum ersten Gipfel. Beim genaueren Zusehen erkennt man im ersten Beginn einen scharfen kleinen Einschnitt, der wohl auf die Interferenzwirkung der in den Seitenröhren reflektierten Wellen zurückzuführen wäre. Eine Bestimmung des Formanten im obigen Sinne lässt sich hier also nicht durchführen. Die Kurve zeigt im weiteren Verlauf vier deutliche, aber auch noch etwas verschieden gestaltete Gipfel. Die Schwingungszahl der aus dem Abstand dreier Gipfel (d. h. zweier Schwingungen) berechneten „Durchschnittsschwingung" beträgt in fünf sich folgenden Grundtonperioden 633,8, 606,1, 633,8, 633,8, 619,6. Es sind also die Gipfelabstände merklich grösser als in der Vergleichskurve, wo sich ja die entsprechenden Zahlen zwischen 699 und 711,8 bewegten. Diese hier geschilderten Unterschiede treten ganz regelmässig auf, wie im Folgenden aus weiteren Beispielen hervorgeht, so dass wir sogar schon während der photographischen Entwicklung der Kurven sofort imstande waren, die Vergleichskurve von der Kurve des entstellten *A* sicher zu unterscheiden.

Die weitgehende Veränderung der Kurve, wie sie im Bilde namentlich im Wegfall oder der Umformung der ersten Schwingung, die wir als Formantschwingung bezeichneten, zum Ausdruck kommt, ist physikalisch leicht zu verstehen: setzt man, ohne die geringe Verzögerung zu berücksichtigen, in dem 1 cm weiten Rohr die Schallgeschwindigkeit gleich der in freier Luft = 340 m, so werden durch die beiden verwendeten Rohrlängen von 11,0 bzw. 6,6 cm die Schwingungen von der Schwingungszahl 773 bzw. 1288 zur Interferenz gebracht werden. Wir hatten oben die Schwingungszahl der Formantschwingungen auf 776,6 bestimmt. Ausser einem tieferen „Resonanzton" hatte aber Pipping beispielsweise im *A* noch ein höheres Resonanzmaximum um n = 1108 gefunden. Es würde dieser Wert demnach nicht allzu beträchtlich von dem den kürzeren Röhren entsprechenden abweichen.

Da ein gewisser Unterschied im *A*-Klang bereits bei dem Hören durch die Rohrleitung im Vergleich zum direkten Anhören besteht, haben wir in anderen Versuchsreihen *A* auch noch direkt am Schallschreiber singen lassen, so dass für die Entstellung nur ein kurzes, ca. 30 cm langes und 5 mm weites Stück Gummischlauch und der Glastrichter von 6 cm Öffnung und 5 cm Höhe in Betracht kam. Bei diesen Versuchen wurde natürlich ausserdem der Vokal *A* auch beim Singen durch das Rohr nach Nullstellung der Seiten-

röhren und bei der Kompensationsstellung der Interferenzröhren aufgenommen. Um zu ermitteln, ob die Schallintensität an sich das Ergebnis änderte, haben wir auch mehrfach das *A* laut und leise singen lassen. Da wir fanden, dass dadurch keine wesentliche Veränderung des Ergebnisses herbeigeführt wurde, verzichten wir hier auf die Wiedergabe der mit verschiedenen Intensitäten gesungenen Kurven und geben nur für die genannten Reihen je ein Beispiel.

Fig. 3 zeigt das direkt, und zwar laut auf *c* gesungene *A*. Die Schwingung des Grundtones betrug 130,9, die Schwingungszahl des in obiger Weise (s. o.) bestimmten Formanten wechselte in den einzelnen Schwingungen ausnahmsweise hier nicht unbeträchtlich: 829,2, 843,3, 765,2, 796,2. Dagegen hielt sich die Schwingungszahl der Durchschnittsschwingung ziemlich konstant. Es fanden sich die Werte 686,3, 678,4 und 678,4. Wurde, wie in Fig. 4, der Vokal *A* durch das Rohr gesungen, bei angeschobenen Interferenzröhren, so war der Kurvenverlauf dem des direkt gesungenen *A* noch recht ähnlich. Unterschiede in der relativen Höhe und Form der einzelnen Zacken sind in Fig. 4 gegenüber Fig, 3 sicher vorhanden, doch bedürfte, da dieselbe Versuchsperson wohl nie mit Sicherheit ein *A* von völlig gleichem Klang hervorbringen kann, eine derartige Bestimmung feiner Einzelheiten einer Untersuchung mit gleichzeitiger Registrierung durch zwei Schallschreiber, von denen dem einen der Schall möglichst direkt, dem anderen durch die Rohrleitung zugeführt wird. Fig. 5 zeigt nun die *A*-Kurve bei Kompensationsstellung der Röhren. Schon auf den ersten Blick erkennen wir, dass hier, ähnlich wie in Fig. 2, eine tiefgreifende Änderung der Schwingungsform eingetreten ist. Wir finden, wie dort, dass statt der beim unveränderten *A* in einer Grundtonperiode sichtbaren fünf Gipfel nur noch vier Gipfel auftreten. Will man die erste, hier allerdings steiler als in Fig. 2 ansteigende Schwingung als Formant ansehen, so würden sich in vier Grundtonperioden die auffallend niedrigen Werte von 472,4, 511,2, 496,0 und 511,2 ergeben. Bei Berechnung der Schwingungszahl der „Durchschnittsschwingungen“ (aus drei Schwingungen) fanden sich die Werte 551,4, 561,6 und 561,6. Also auch hier sind, soweit aus den Abständen der Kurvengipfel ein Schluss auf die Schwingungszahl überhaupt zulässig ist, die rascheren Schwingungen geschwunden und langsamere, ziemlich gleichmässige Schwingungen an ihre Stelle getreten. Diese durch die Proportionalmessung gefundenen Zahlen

stimmen nun sehr gut zu den von Hermann[1]) für den Formanten des *O* gegebenen Werten. Nach ihm würde der *O*-Formant zwischen zwischen C_2 und Dis_2, also etwa zwischen den Schwingungszahlen 512 und 617 liegen. Wie oben bemerkt, fanden wir ja auch bei der subjektiven Beobachtung des Vokalklanges einen dumpfen, blökenden *o*-ähnlichen Laut. Das subjektive Ergebnis würde also ganz gut mit dem Schwingungsbild, das wir bei der Kompensationsstellung erhielten, übereinstimmen.

Es erhebt sich nun aber die weitere Frage: Sind die nach Kompensationsstellung auftretenden langsameren Schwingungen schon von vornherein in dem gesungenen *A*-Laut vorhanden, oder entstehen sie dadurch, dass die Luft beim Ansingen des Rohrsystems in diesem in Eigenschwingung versetzt wird? In letzterem Falle würden von vornherein zwei Möglichkeiten in Betracht kommen. Bei der Kompensationsstellung könnte die Eigenschwingungszahl des Röhrensystems ein ganzes Vielfaches der Schwingungszahl des Grundtones sein, und es würde eine wahre Resonanzschwingung erzeugt, oder — bei unharmonischem Verhältnis des Grundtones zur Schwingungszahl des Röhrensystems könnte bei jeder Grundtonschwingung von neuem (anaperiodisch, Hermann)[2]) die Luft im Röhrensystem in Schwingungen versetzt werden. In ähnlicher Weise versetzt ja ein einfacher Luftstoss (Knall) in jedem Hohlraum die Luft in Eigenschwingungen. Dass dieser letztere Fall tatsächlich möglich ist, wird weiter unten bei den Versuchen, den Vokalklang durch einen Resonator hindurch dem Ohr oder Schallschreiber zuzuleiten, gezeigt werden.

Bei der verwickelten Form des Rohrsystems im Falle der Kompensationsstellung dürften sich nur schwer aus den Dimensionen die Schwingungszahlen berechnen lassen. Wir haben deshalb versucht, nach der von Garten[3]) für Resonatoren beschriebenen Methode durch Funkenknall die Eigenschwingungen zu ermitteln. Wie Fig. 6 (von recht nach links zu lesen!) zeigt, lieferte schon der Funkenknall bei eingeschobenen Röhren eine Reihe starker Eigenschwingungen, die hier auf die Schwingungen der Luft in dem Glastrichter, vor dem der Funke

1) Hermann, Phonophotographische Untersuchungen. Pflüger's Arch. Bd. 53 S. 42. 1893.

2) Hermann, Pflüger's Arch. Bd. 91 S. 138. 1902.

3) Garten, a. a. O.

übersprang, und dem allein offenen Hauptrohr zu beziehen sind. Hält man sich bei den ziemlich komplizierten Schwingungen an die Abstände der Hauptgipfel, so würde man für die drei ersten Schwingungen eine Schwingungszahl von 1177, für die drei nächsten deutlicher aus mehreren Schwingungen zusammen- gesetzten Hauptschwingungen die Schwingungszahl von 982 erhalten. In einem analogen Versuch ergaben sich für die drei erste Schwingungen eine Schwingungszahl von 1214, also ein ganz ähnlicher Wert.

Unmittelbar darauf wurde der Knall nach Kompensationsstellung der Röhren aufgenommen, und jetzt traten, wie Fig. 7 zeigt, wesentlich raschere Schwingungen auf. Die Schwingungszahl der ersten fünf Schwingungen betrug hier 1596, die von fünf späteren 1688. In einem zweiten analogen Versuch war die der neun ersten 1580. Diese Bestimmungen der Eigenschwingungszahlen des Rohrsystems liefern also keinen Anhalt für die Annahme, dass die verhältnismässig langsamen Schwingungen (n = 500—600), die die Kurve des A bei Kompensationsstellung zeigte, durch Eigenschwingungen der einzelnen Hohlräume zustande kommen. Es erscheint also auch die andere Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass diese Schwingungen von vornherein im Vokalklang vorhanden waren, aber in der Kurve wegen ihrer Interferenz mit den stärkeren Formantschwingungen nicht erkannt werden konnten. Erst nach Vernichtung jener stärkeren Schwingungen würden sie deutlich hervortreten können. Wir müssen hier diese Frage unentschieden lassen, wenn auch ihre Lösung einen weiteren Aufschluss über die den Vokal zusammensetzenden Schwingungen zu liefern verspricht.

Die oben geschilderten Veränderungen der Kurven haben sich bei den verschiedensten Versuchen in gleichem Sinne wiederholt, wie aus unseren Protokollen hervorging, auf deren ausführliche Wiedergabe wir wohl verzichten können. Nur von zwei Versuchsreihen, die sehr anschaulich die Veränderungen der Kurvenform wiedergeben, sei in den beistehenden Fig. 8 und 9 eine getreue Durchzeichnung bei etwa $2^1/_2$facher Vergrösserung wiedergegeben.

In Fig. 8 sind die Schwingungen des Vokals A (Grundton = 124) durch Trichter und kurzen Schlauch dem Schallschreiber direkt zugeleitet worden, in Fig. 9 (Grundton = 133) durch den Interferenzapparat bei Kompensationsstellung. Während die Schwingungszahl des Formanten im ersten Falle 805 betrug, fanden sich in Fig. 9 Werte zwischen 561 und 578. In einer anderen Versuchsreihe zeigt

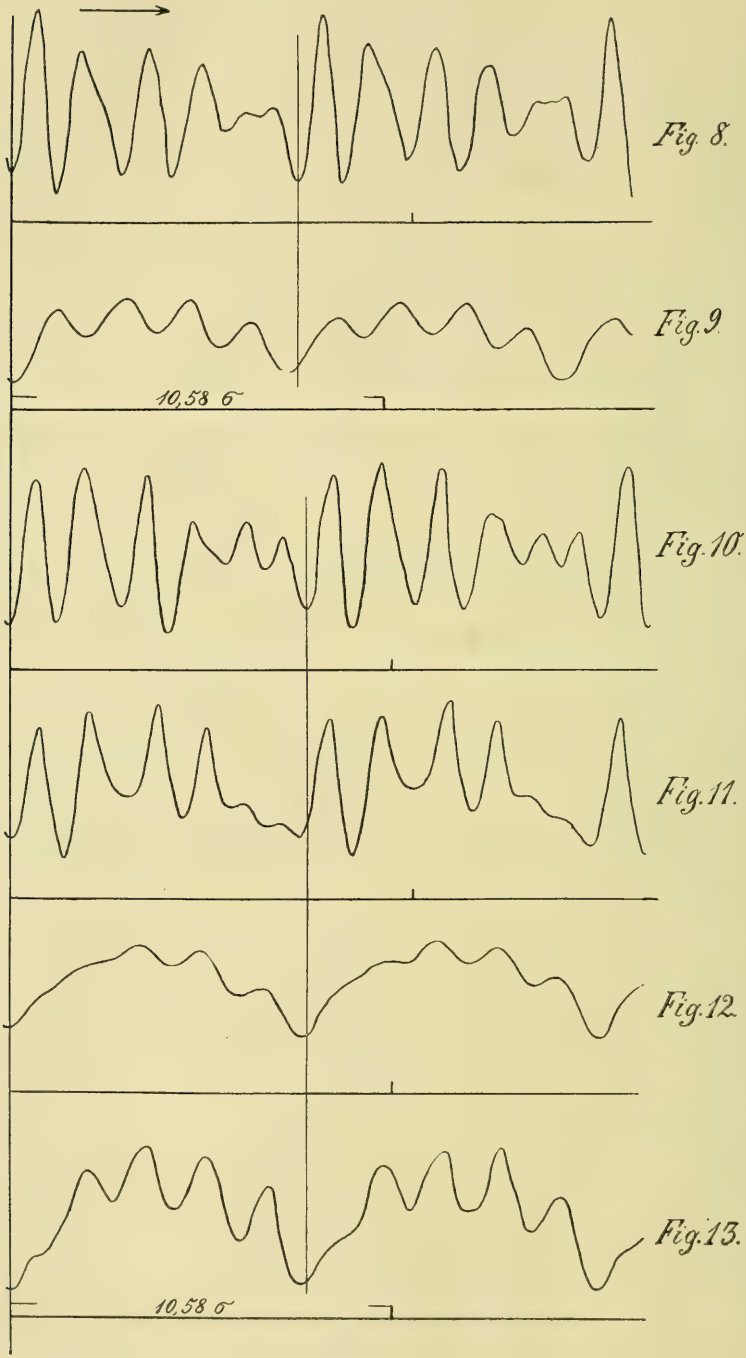


Fig. 8.
Fig. 9.
10,58 σ
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13.
10,58 σ

Fig. 10 die Schwingungskurve eines *A* von 123,9 Schwingungen bei direkter Zuleitung zum Schallschreiber. Schon die Einschaltung der Rohrleitung (vgl. Fig. 11) führt zu einem merklichen Dekrement, wie es namentlich in der Verkleinerung der beiden letzten Zacken jeder Grundtonperiode zum Ausdruck kommt. In Fig. 12 ist das *A* bei Kompensationsstellung der Seitenröhren aufgenommen, und man sieht, dass auch hier wieder, gerade an Stelle der ersten steilen Schwingung, ein gedehnter Anstieg der Kurve getreten ist. Die einzelnen aufgesetzten Oszillationen werden jetzt im Gegensatz zur normalen Kurve gerade gegen das Ende jeder Grundtonperiode deutlicher. Auch wenn durch lauteres Singen, wie in Fig. 13, die Amplituden der Kurve vergrössert werden, bleibt das soeben besprochene charakteristische Verhältnis bestehen.

b) Veränderungen des Vokalklanges durch Einschaltung von Resonatoren in die Schalleitung.

Sauberschwarz erwähnt bereits (S. 16), dass gelegentlich von Grützner der Versuch gemacht worden war, Resonatoren zur Veränderung des Vokalklanges zu benutzen. Allerdings hatte er sie nicht in die Hauptleitung eingeschaltet, sondern seitlich angesetzt, so dass ihre Wirkung wohl eine ganz ähnliche wie die der seitlich angesetzten Interferenzröhren gewesen sein mag. Die Versuche wurden von Grützner und Sauberschwarz nicht weiter verfolgt.

Wir gingen von der Vermutung aus, dass ganz ähnlich, wie nach den Anhängern der Formanttheorie die Luft der Mundhöhle mittels der Stösse der periodisch durch die Stimmritze tretenden Luft voraussichtlich jedesmal in eine kurze Reihe von Schwingungen während jeder Grundtonperiode versetzt wird, so auch noch in einem vor den Mund gehaltenen Resonator sich jener Vorgang, wenn auch in abgeschwächter Form, wiederholen könnte. Finden sich doch auch bei Scripture[1]) die durch Versuche gestützten Angaben, dass man durch kurze Luftstösse in der Lage ist, die Luft in jedem Resonator in Schwingung zu versetzen, besonders allerdings in solchen mit weichen Wandungen, wie die Mundhöhle[2]). Wenn aber in einem vor den Mund gehaltenen Metall-

1) Scripture, Researches in experimental Phonetics. The Study of speech curves. Washington 1906.

2) Neuerdings wurden von Abraham, Zeitschr. f. Psychol. Bd. 24 H. 3—4 S. 220. 1916, unter anderem die durch Klopfen erhaltenen Mundhöhlentöne nach der subjektiven Methode genauer untersucht.

resonator beim Ansingen Eigenschwingungen der Luft auftreten, so ist zu erwarten, dass bei Weiterleitung des Vokalklanges durch den Resonator hindurch die Eigenschwingungen des letzteren die von der Mundhöhle stammenden an Intensität weit übertreffen oder sie vielleicht ganz zum Verschwinden bringen.

Unter Benutzung der Doppelzimmeranordnung haben wir zunächst mit dem Gehör untersucht, ob beim Singen gegen einen grösseren Resonator der durch ihn und die Rohrleitung dringende Schall merkliche Änderungen erfuhr. Der zuerst verwendete Resonator (Resonator I) war, wie ein Aufdruck und auch die unten beschriebene Eichung ergab, auf c_1 (256 Schwingungen) abgestimmt. Da wir das A auf c singen liessen, war es von vornherein zu erwarten, dass hier ein wirkliches Mitschwingen des Resonators auftreten musste. Dieses war auch, wie schon der Augenschein durch die auffallend grossen Schwingungen des Eisenteilchens verriet, beim Singen auf die Note c und namentlich c_1 der Fall. Es ergab sich aber, dass auch das auf die anderen Töne der Tonleiter gesungene A dem Ohre merklich entstellt erschien. Im Einzelnen zeigte der A-Klang nach Angabe zweier verschiedener Beobachter folgende Veränderung:

A, gesungen von G. auf Note	Angabe des Beobachters	
	R.	v. B.
c	schlechtes O	Uähnlich
d	do.	
e	$\ddot{a}$ gepresst, nasal	
f	do.	
g	$\ddot{a}$ reiner	$\ddot{a}$
a	deutlicher nach a	
h	do.	
c_1	mehr nach o	o
von c—g_{-1}	$\widehat{ou}$ grunzend	

Beim Singen der Tonleiter durch einen etwas kleineren Resonator (Resonator II, $n = 320$) wurde bei den meisten Tönen an Stelle des A ein O gehört; in einigen Fällen wurde neben dem A ein deutliches Schwirren wahrgenommen. Hier war beim Singen des Vokals A auf c der Eigenton des Resonators (e_1) kein Oberton des gesungenen Grundtones. Und trotzdem wurde auch bei ihm der Vokal deutlich entstellt, wenn auch gerade bei c und d seine Erkennung eben noch möglich war.

Resonator II von $n = 320$.

A, gesungen von G. auf Note	Angabe des Beobachters S.	*A*, gesungen von G. auf Note	Angabe des Beobachters S.
c	*A* erkennbar	*a*	*O*
d	*A*	*h*	*O*
e	*O*	c_1	*O*
f	*O*	von c_1—g_1	*O*
g	*O*	von h_{-1}—g_{-1}	$\widehat{OA}$ grunzend

Zunächst kann nun gezeigt werden, dass ein durch die Leitung und einen der Resonatoren auf *c* (128) gesungenes *A* tatsächlich im Kurvenbilde weitgehend entstellt wird. In Fig. 14 ist das ziemlich genau (Grundton 127,2) auf *c* durch die Rohrleitung allein gesungene *A* wiedergegeben. Nach Vorschaltung eines Resonators vom Eigenton 256 zeigt sich jetzt eine ganz andere Kurve (Fig. 15). Jede Grundtonperiode von einem 129 stel Sekunde zerfällt in zwei Schwingungen, von denen die erste grössere und längere, von Wellental zu Wellental gemessen, eine Schwingungszahl von 226,1 haben würde. Die zweite Schwingung ist kleiner und wesentlich kürzer. In Fig. 16 ist das *A* (Grundton 130,9) nach Einschaltung des Resonators von 320 Schwingungen aufgenommen. Auch hier entspricht die Länge der ersten Erhebung der Schwingungskurve, von Wellental zu Wellental gemessen, nicht genau der Schwingungszahl des Resonators, sondern beträgt im Durchschnitt 344,4. Es darf uns das nicht wunder nehmen, da die resultierende Kurvenform höchstwahrscheinlich die Summe von zahlreichen verschiedenen Schwingungen darstellt, unter denen allerdings die des Resonators den anderen Komponenten gegenüber überwiegt. Bemerkenswert erscheint, dass dieser Schwingung eine kleine kürzere Vorzacke vorausgeht, die, ihrer Dauer nach zu urteilen, sehr gut ein Rest der in Fig. 14 wiedergegebenen Formantschwingungen sein könnte. Die Hörprüfung hatte, wie oben erwähnt, bei dem eben ausgeführten Versuch ein im Klang entstelltes *A* ergeben, das aber gerade noch als solches zu erkennen war. Zum Vergleich mit der eben beschriebenen Entstellung wurde bei dem gleichen Versuch die früher beschriebene Veränderung des Klanges durch Ausziehen der Seitenröhren auf Kompensationsstellung herbeigeführt. Es tritt, wie Fig. 17 zeigt, hierbei wieder ein ganz anderes, den früheren Versuchen entsprechendes Kurvenbild auf.

Dass die in Fig. 15 und 16 verwendeten Resonatoren die auf ihnen bezeichneten Schwingungszahlen hatten, konnten wir nach der

von G. angegebenen Methode leicht ermitteln. Die Resonatoren wurden durch ein kurzes Schlauchstück mit dem Schallschreiber verbunden, und wir liessen dann vor der weiten Öffnung des betreffenden Resonators während der Aufnahme den Funken eines grösseren Induktoriums überspringen. Wie die Kurven 18 und 19 zeigen, treten bei jedem Knall eine ganze Reihe von Eigenschwingungen des Resonators auf, die ein verhältnismässig geringes Dekrement erkennen lassen.

In ähnlicher Weise dürfte nun auch beim Ansingen des Resonators der Luftstoss, der nach jeder Erweiterung der Stimmritze die Luftsäule im Resonator trifft, hier eine Eigenschwingung mit geringem Dekrement ausgelöst haben. Ist, wie in Fig. 15, der gesungene Grundton nahezu die tiefere Oktave des Eigentones des Resonators, so werden die in diesem hervorgerufenen Schwingungen sich beträchtlich verstärken. Es tritt dann der Fall wirklicher Resonanz ein. Beim Singen wird die Resonanzwirkung hierbei sofort dadurch deutlich erkennbar, dass man, um nicht zu riesige Kurven zu erhalten, ganz leise und entfernt von der Resonatoröffnung singen muss. Dass aber auch, wenn der Eigenton des Resonators aperiodisch zu dem gesungenen Grundton ist, Schwingungen wie beim Knall auftreten, die dem Eigenton des Resonators entsprechen, scheint aus Versuch 16 hervorzugehen. Noch deutlicher lässt sich das in einer späteren Versuchsreihe zeigen, wo wir bei sehr tiefem Ton sogar drei Eigenschwingungen des Resonators in einer Grundtonperiode aufzeichnen konnten. Wie wir oben, S. 172, angaben, war der A-Klang beim Resonator von 256 Schwingungen am meisten beim Singen auf c und c_1 entstellt, d. h. in den Fällen, wo für ihn Resonanzbedingungen bestanden. Dagegen hatte in der Mitte der Oktave der Klang ein dem A ähnlicheres Gepräge und erinnerte etwa an $\ddot{A}$. Diese verschieden starke Entstellung kommt nun, wie beistehende Reihe zeigt, auch sehr deutlich in den diesbezüglichen Schallkurven zum Ausdruck. Es sei bemerkt, dass wir bei der Prüfung durch das Ohr insofern eine von der Registrierung abweichende Versuchsbedingung einführen mussten, als wir durch die längere Rohrleitung (im Nebenzimmer) auskultierten, um durch den direkt zugeleiteten Schall nicht beeinflusst zu werden. Bei der Registrierung haben wir aber diese, das Resultat komplizierende Versuchsbedingung beseitigt.

In Fig. 20 ist das auf c durch den Trichter allein gesungene A zum Vergleich wiedergegeben. In Fig. 21 war bei gleichem

Grundton der Resonator I vorgeschaltet worden. Man sieht, dass hier, wo die Vorschaltung der längeren Leitung wegfällt (im Vergleich zu Fig. 15), eine ganz gleichmässige Resonatorschwingung auftritt, bei der je zwei der fast ganz gleichartigen Schwingungen einer Grundtonperiode entsprechen würden. Hier ist also die Resonanzwirkung maximal. Schon beim Singen des *A* auf *d* in Fig. 22 zeigen sich bei den in jede Grundtonperiode fallenden Schwingungen beträchtliche Unterschiede. Die jetzt verhältnismässig schwächere Resonatorschwingung ist stark deformiert, und es treten auf ihr kleine Zäckchen auf, die wohl auf die ursprüngliche Vokalkurve zu beziehen sind. Aber auch beim Singen des Vokals *A* auf die Note *a*, wo, wie oben erwähnt, durch den Resonator der Vokalklang sich deutlicher dem *A* näherte und als *ä* angegeben wurde, ist die Kurve durch Resonatorschwingungen beträchtlich verändert. Fig. 23, zeigt die diesbezügliche Normalkurve, Fig. 24 die nach Resonatorvorschaltung erhaltene. Es tritt jetzt in jeder Grundtonperiode, entsprechend der höheren Schwingungszahl des *a*, nur noch eine Resonatorschwingung deutlich hervor. Doch dürfte die Kurve, entsprechend ihrem steilen Verlauf und den scharfen Spitzen, aus noch zahlreichen anderen Schwingungen zusammengesetzt sein.

Bei c_1 endlich war, da dieser Ton dem Grundton des Resonators gleich war, maximale Resonanz zu erwarten, und dementsprechend mussten im Kurvenbild die dem Vokal eigentümlichen Schwingungen gegen die Resonanzschwingungen ganz zurücktreten. Das ist auch in Fig. 26, der Aufnahme des c_1 mit Resonator, gegenüber Fig. 25 der Normalkurve der Fall. Dass sich bei einfacher Betrachtung wenigstens die Schwingungskurve in Fig. 26 von einer einfachen Sinusschwingung kaum unterscheidet und die den Vokal charakterisierenden Schwingungen so ganz zurücktreten, hängt damit zusammen, dass infolge der Resonanz beim Singen auf c_1 (und das gleiche gilt für das Singen auf *c*) das *A* sehr schwach bzw. aus sehr weiter Entfernung gesungen werden musste, so dass dadurch an sich schon die Vokalschwingungen sehr schwach gewesen wären. Dieser Übelstand, der ja einen Vergleich mit den anderen Kurven erschwert, liess sich natürlich nicht gut vermeiden.

Auch bei fehlender Resonanz durch die bei jeder Grundtonschwingung auftretenden Eigenschwingungen des Resonators wird die Kurve sehr weitgehend entstellt. Wir haben das durch eine Versuchsreihe mit dem Resonator von 320 Schwingungen zeigen können.

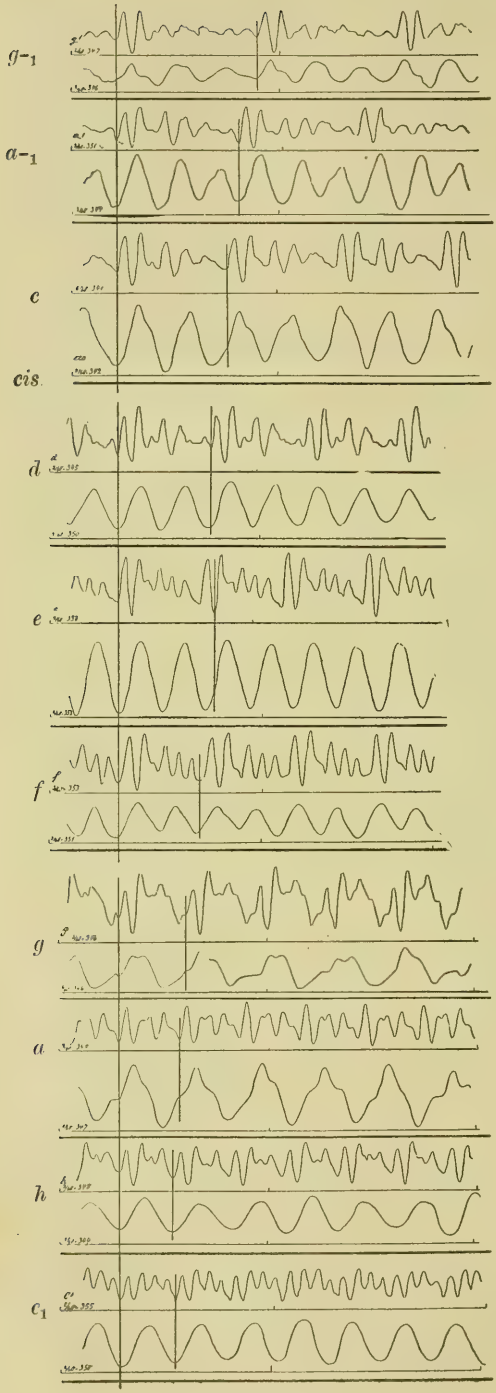


Fig. 27.

Das Bereich des gesungenen A wurde hier noch über eine Oktave nach unten erweitert. Wie oben geschildert wurde, hörten wir mit dem Resonator, ausser wenn wir auf c und d sangen, statt des A ausnahmslos einen O-artigen Laut, und wenn wir tiefer, bis $g_{=1}$, mit dem Grundton herabgingen, nahm der Laut einen $\widehat{OA}$-artigen Klang an. Es wird dieses Verhalten nun auch aus der Veränderung der Schallkurven ohne weiteres verständlich. Um ihren Verlauf besser übersehen zu können, wurden die Kurven bei wesentlich grösserer Geschwindigkeit der Schreibfläche aufgenommen. Von einer photographischen Wiedergabe müssen wir leider absehen, da die Films, wohl infolge zu langer Entwicklung, leicht verschleiert waren. Die Kurven wurden bei fünffacher Vergrösserung projiziert, so genau wie möglich durchgezeichnet und in nebenstehender Fig. 27 wieder verkleinert in $^5/_{6,3}$facher Vergrösserung wiedergegeben. Eine wesentliche Veränderung des Kurvenverlaufes durch die manuelle Übertragung kann also kaum erfolgt sein. Unter jeder Kurve ist die Schwingungsdauer einer Stimmgabel

von $^1/_{60}$ Sekunde durch den Abstand erste Vertikale von kleiner Abszissenmarke angegeben.

Zunächst sieht man in Fig. 27 bei den tiefsten Tönen g_{-1} und a_{-1}, dass in einer Grundtonperiode drei Eigenschwingungen des Resonators mit deutlichem Dekrement auftreten. Die Schwingungen scheinen bei g_{-1} stärker als bei a_{-1} durch die Vokalschwingungen deformiert zu sein. Dass bei a_{-1} die Schwingungskurve gleichmässiger verläuft, ist ohne weiteres verständlich, wenn man berücksichtigt, dass die Schwingungszahl des Resonators e_1 320, die des a_1 $106^2/_3$ beträgt und der Resonator also den dritten Partialton des gesungenen Grundtones darstellt. Bei g_1 mit 96 Schwingungen würden dagegen etwa $3^1/_3$ Resonatorschwingungen auf eine Grundtonschwingung entfallen. Bei Vergleich der tiefsten normalen Vokalkurven mit den entsprechenden Resonatorkurven fällt sofort die Ähnlichkeit im Ablauf der in jeder Grundtonperiode vorhandenen Schwingungen auf: Wie hier die längeren Resonatorschwingungen im Verlauf einer Periode beträchtlich abnehmen, so sind auch die den Vokalkurven eigentümlichen, nur viel kürzeren Schwingungen zum Anfang der Periode gross, um gegen ihr Ende hin sehr beträchtlich abzunehmen. Nur ist bei den einzelnen Schwingungen der Vokalkurve Grösse und Länge der verschiedenen Wellen sehr wechselnd, so dass Interferenzen mehrerer Schwingungen offenbar eine noch grössere Rolle spielen. Jedenfalls können die Kurven einen Beitrag für die namentlich auch durch die Versuche Scripture's gestützte Anschauung liefern, dass die Luftstösse den Resonator der Mundhöhle in ganz ähnlicher Weise bei jeder Grundtonschwingung der Stimmbänder in rasch gedämpfte Eigenschwingungen versetzten, wie es bei einem vor die Mundhöhle vorgeschalteten Resonator möglich ist.

Beim Singen auf c — versehentlich wurde im Resonatorversuch etwas zu hoch gesungen — kommen nur mehr zwei stark entstellte Resonatorschwingungen auf eine Grundtonamplitude. Bei d, wo wir uns schon dem Resonanzgebiet des e nähern, werden die Schwingungen etwas glatter und zeigen nur nach Ablauf weniger Grundtonschwingungen (ca. 5) schwebungsartige deutliche Änderungen der Amplitude. In der Tat würde der erste Oberton von $d = d_1$ mit e_1, dem Eigenton des Resonators, 32 Schwebungen in der Sekunde geben. Da im obigen Beispiel aber je 5 Grundtonschwingungen des d von 144 einer Schwebung entsprachen, so würde sich hier fast genau die gleiche Zahl, $\frac{144}{5} = 29$ Schwebungen, finden. Beim Singen auf e ist,

wie ohne weiteres zu erwarten, die Resonanzwirkung so stark, dass die Zacken der Vokalkurve gänzlich wegfallen. Auch hier musste ja, mit Rücksicht auf die Resonanzwirkung, ganz schwach aus weiter Entfernung, ca. 1 m, gesungen werden, so dass das scheinbare Fehlen aller charakteristischen Vokalschwingungen selbstverständlich ist.

Bei *f* kommen noch je zwei Resonatorschwingungen auf eine Grundtonschwingung, doch zeigen sie bereits eine merkliche Deformation und ein deutlicher Wechsel in der Grösse. Bei *g* erkennt man in jeder Grundtonperiode nur mehr eine, dem Resonator entsprechende grössere Erhebung, und die charakteristischen Vokalschwingungen machen sich durch eine auf jener steil aufsitzende Vokalschwingung merklich. Bei *a*, wo natürlich auch nur mehr eine Resonatorschwingung in einer Grundtonperiode Platz findet, zeigt sich, was wir mehrfach bei unharmonischem Verhältnis von Grundton und Resonator beobachteten, von Schwingung zu Schwingung ein rascher Wechsel der Kurvenform. Dies kann hier natürlich besonders leicht eintreten: die resultierende Kurve stellt die algebraische Summe zweier bald entgegen-, bald gleichgerichteter Kräfte dar, der Vokalschwingung und der Resonatoreigenschwingung. Kleinste Änderungen im zeitlichen Verlauf der Vokalschwingungen werden daher bald eine Addition von Resonator und Vokalschwingung ergeben, bald eine Subtraktion. Auch wird selbstverständlich bei ganz gleicher Zeitfolge der Vokalschwingungen eine kleine Verminderung der Vokalschwingung sofort das Überwiegen der hier vielleicht entgegengesetzt gerichteten Resonatorschwingungen bewirken können. Ähnliche Änderungen der Form zeigen auch die Resonatorkurven von *h* und c_1, wo ebenfalls nur eine weniger verunstaltete Resonatorschwingung während einer Grundtonperiode auftritt.

Die Änderung der Schwingungsform mit Hilfe der Resonatoren führte, wie oben dargelegt wurde, dazu, dass der Vokal einen ganz anderen Charakter annahm. Meist war der Klang freilich, was aus den mitgeteilten Kurven ohne weiteres zu verstehen ist, kein reiner Vokalklang mehr, sondern lag zwischen den uns bekannten Klangbildern von *A* und *O* oder *A* und *U* bzw. *Ä*. Bei einigen Resonatoren war dagegen die Umformung in einen anderen bekannten Vokal überraschend gut und überzeugend. So gab uns namentlich die Sopranstimme von Frau Dr. S. beim Singen des *A* von c_1 in einen Resonator von 455,4 Schwingungen ein ganz ausgezeichnetes *O*. Das zunächst zum Vergleich direkt am Schallschreiber gesungene *A* Fig. 28 war nicht

genau auf c_1, sondern etwa auf h ($n = 230{,}2$ Schwingungen) gesungen worden. Hierauf wurde das A ebenfalls direkt am Schallschreiber durch den Resonator gesungen. Wie Fig. 29 erkennen lässt, traten bei dem auf den Grundton von 425,6 gesungenen A, entsprechend der günstigen Resonanzbedingungen, je zwei Schwingungen des Resonators auf, an denen alle charakteristischen Zacken der Vokalkurve fehlten. Zum Vergleich für die so erhaltene Kurve wurde nun die Kurve eines direkt am Schallschreiber durch den Trichter gesungenen O aufgenommen, und es ergab sich, dass tatsächlich diese Kurve der des durch den Resonator gesungenen A ganz überraschend ähnlich war. Dass es sich bei den Schwingungen in Fig. 29 wohl fast nur um die Schwingungen des genannten Resonators handelte, geht aus der Eichungskurve des Resonators Fig. 31 ohne weiteres hervor. Man sieht, dass fast genau zwei Resonatorschwingungen einer Grundtonschwigung entsprechen. Das Ergebnis dieses Versuches erscheint deshalb bemerkenswert, weil durch ihn gezeigt wird, dass, wie frühere Forscher aus der Analyse der Vokalkurve schlossen, eine so langsame Schwingung tatsächlich den O-Laut hervorrufen kann, und zwar hier einfach dadurch, dass eine solche Schwingung in der Grundtonamplitude des menschlichen Kehlkopfes erregt wurde, ohne dass die Mundhöhle eine für die Erzeugung des Vokals O geeignete Form annahm. Im vorliegenden Fall war zufällig der Eigenton des Resonators der zweite Partialton des Brusttones. Wie wir uns bei anderen Versuchen überzeugten, konnte aber ein gleiches charakteristisches O auch beim Singen des A auf andere, mit dem Eigenton des Resonators unharmonische Töne erhalten werden.

II. Veränderung des Vokalklanges durch den Versuch, den Grundton durch Interferenz abzuschwächen.

Sauberschwarz gab an, dass man eine sehr durchgreifende Klangänderung des Vokals an seinem Interferenzapparat dadurch erzielt, dass man je drei Röhren auf $^1/_4\,\lambda$ und $^1/_2\,\lambda$ des Grundtones einstellt. Die drei letztgenannten Röhren würden den ersten, dritten, fünften usw. Partialton aufheben. Die drei kürzeren Röhren würden dagegen den zweiten, sechsten, zehnten usw. Partialton vernichten. Es würde also von den niedrigeren Obertönen nur der vierte in Betracht kommen. Wir haben den Versuch mit einem auf c (128) gesungenen A angestellt. Bei Annahme einer Schallgeschwindigkeit von 340 m ergab sich also für die Rohrlängen 65,3 und 32,6 cm $n = 521{,}6$.

Als wir das auf *c* (128) gesungene *A* durch den Interferenzapparat nach Einstellung der Seitenröhren abhörten, bekamen wir, wie es Sauberschwarz beschrieb, tatsächlich an Stelle des *A* einen hohen pfeifenden Ton, der nichts mehr mit dem Vokale *A* gemein hatte. Diese Veränderung war, wie man erwarten konnte, auch im Kurvenbild sehr deutlich ausgesprochen. Fig. 32 zeigt zunächst das bei eingeschobenen Seitenröhren durch das Hauptrohr auf *c* gesungene *A*. Die Ausmessung ergab für den Grundton eine Schwingungszahl von 126, und als Formantschwingung fanden sich die Werte 770,4, 750,2, 718,8 und 718,8. Die Werte der Durchschnittsschwingung betrugen 778,3, 742,9 und 778,3. Als die Röhren in der beschriebenen Weise ausgezogen waren, zeigte die Kurve, wie Fig. 33 erkennen lässt, ein ganz anderes Bild. Es folgen sich ziemlich, aber durchaus nicht ganz gleichartige Schwingungen, doch ist es nicht möglich, etwa ein mit dem Grundton parallel gehendes periodisches Anwachsen der Schwingungsamplitude festzustellen. Jedenfalls würden auf eine Grundtonschwingung etwa vier der sichtbaren raschen Schwingungen fallen, denn ihre Schwingungszahl lag in dem angeführten Beispiel bei 536,6, in einem anderen Versuche bei 513,4.

Bei Betrachtung der Kurve wird es jedenfalls verständlich, dass aus den durch das Interferenzrohr geleiteten Schallschwingungen kein *A* mehr erkannt werden konnte. Auch musste ein für die menschliche Stimme auffallend hoher Ton zur Wahrnehmung kommen, da ja die sichtbaren Schwingungen bei c_2 lagen. Doch handelt es sich, das geht aus den kleinen, in Grösse und Form unregelmässigen Zacken deutlich hervor, auch bei den abgebildeten Kurven um wohl noch zusammengesetzte unregelmässige Schwingungen, die es bedingen mögen, dass der Klang ganz eigenartig scharf und schrill erschien, was wir vielleicht am besten mit dem Ausdruck Zirpen bezeichnen können.

Da durch die Stellung der Interferenzröhren der erste, zweite, dritte, fünfte, sechste und siebente Oberton aufgehoben war, der vierte und achte Oberton aber erhalten blieben, lag es nahe, zu vermuten, dass in der Kurve die Schwingungen dieser Obertöne jetzt vielleicht ganz allein deutlich hervortraten. Dies scheint nun tatsächlich der Fall zu sein. Schon im obigen Versuch war die Schwingungszahl 535,6 und in einem anderen Versuch 513,4 sehr nahe dem vierten Oberton des Grundtones. Nehmen wir an, der Ton wäre, worüber wir bei dem fehlenden Grundton keine Kontrolle

haben, genau auf c (128) gesungen worden, so würde der vierte Oberton die Schwingungszahl 512 gehabt haben. Auf Grund obiger Überlegung haben wir mit den entsprechenden Röhrenstellungen den Vokal auf g_{-1}, c, g und c_1 gesungen und erhielten folgende Schwingungszahlen der Restschwingungen:

A gesungen auf Note	Schwingungszahl der Restschwingung	Vierter Oberton berechnet
g_{-1}	392 (deutlich halbiert)	384
c	480 („ „)	512
g	735	768
c_1	967	1024

Bei g_1 und c war jede der gemessenen Schwingungen noch halbiert, so dass offenbar der achte Oberton, der ja ebenfalls nicht ausgelöscht werden konnte, im Klang mit auftrat. Da ja immer kleine Abweichungen in der Grundtonhöhe bei dem im Singen Ungeübten auftreten, erscheint es uns sehr wohl möglich, wenn auch durch diesen Versuch noch nicht bewiesen, da die Unterschiede noch immer beträchtlich sind, dass der vierte bzw. vierte und achte Oberton jene raschen Schwingungen und den entsprechenden eigenartigen Klang hervorriefen. Leider sind wir durch äussere Umstände daran gehindert, dieser Frage zurzeit gemeinsam nachzugehen. Wir müssen es insbesondere als sehr auffallend bezeichnen, dass die Formantschwingungen so vollständig mit den übrigen Obertönen aufgehoben werden, so dass diesem Ergebnis gegenüber der Gedanke nicht ganz von der Hand gewiesen werden dürfte, dass die Formantschwingungen vielleicht doch auf harmonische Obertöne zurückgehen. Ehe ein solcher Schluss aber erlaubt ist, müsste geprüft werden, ob nicht bei den Interferenzröhren der Auslöschungsbezirk ein so breiter ist, dass der oder die A-Formanten, auch wenn sie im Sinne Hermann's bei wanderndem Grundtone festlägen, immer in jene Bezirke fallen würden. Der eine von uns beabsichtigt, in dieser Richtung die Versuche weiterzuführen.

Zusammenfassung.

Die von v. Grützner und Sauberschwarz durch Interferenz erzielte Veränderung der Vokallaute beruht, wie unsere Untersuchung mit Registrierung der deformierten Vokalkurven wenigstens für den Vokal A ergab, auf einer weitgehenden Ver-

änderung der vom Sprachorgan erzeugten Luftschwingungen. Im Falle der Auslöschung des oder der Formanten bzw. Resonanztöne des *A* wurde in der Kurve eine langsamere Schwingung sichtbar, die etwa der des Formanten des Vokales *O* entsprochen hätte. In Übereinstimmung damit hatte unter den genannten Bedingungen die Auskultation auch ergeben, dass der *A*-Laut in einen *O*-ähnlichen Laut verwandelt worden war. Wurde der Grundton und eine Reihe von Partialtönen (II., III., V., VI. usw.) durch Interferenz ausgelöscht, so blieb, wie Sauberschwarz schon angab, vom Vokal *A* nur ein hoher „Pfeifton" übrig. Dementsprechend fanden wir auch, dass in der Kurve die Grundtonperioden, aber bemerkenswerterweise die Formantschwingungen ebenfalls, ganz vernichtet waren und in der Hauptsache eine rasche Schwingung auftrat, die bei der beschränkten Zahl unserer diesbezüglichen Versuche jedensfalls immer sehr nahe dem vierten Partialton des jeweilig gesungenen Grundtones lag. Wie erwähnt, konnte dieser bei der gewählten Stellung der Interferenzröhren nicht mit vernichtet werden.

Endlich haben wir eine weitgehende Entstellung des Vokals *A* für das Gehör wie in der kurvenmässigen Darstellung dadurch erzielt, dass wir die Schallschwingungen durch grössere Metallresonatoren hindurchleiteten. Die Luft in den Metallresonatoren gerät hierbei, ähnlich wie es Scripture durch direktes Anblasen mit der Schlitzsirene erreichen konnte, im Beginn jeder Grundtonschwingung durch die Stimme selbst in gedämpfte Eigenschwingungen, und zwar auch dann, wenn zwischen Stimmnote und Eigenton des Resonators kein harmonisches Verhältnis besteht. Die Versuche sind daher geeignet, die von Hermann gelehrte Entstehung der Formanten am festen, ausserhalb der Mundhöhle gelegenen Resonator zu veranschaulichen. Gerade in dieser Hinsicht verspricht die geplante Fortführung der Versuche, weitere Aufschlüsse über die Natur der Vokale zu liefern.

Erklärung der Abbildungen.

Die durch Klammern zusammengefassten Versuche gehören zu einer Versuchsreihe.

Fig. 1. Vokal *A* von G. durch die Rohrleitung gesungen. $n = 131{,}8$ (also nahezu $= c = 128$). Am Fuss der Figur Stimmfederschwingungen $n = 94{,}5$.
Fig. 2. Desgl. auf Grundton 126,4. Seitenröhren aber in „Kompensationsstellung".

Fig. 3. *A* direkt am Schallschreiber gesungen, $n = 130{,}9$. Am Fuss der Figur ausnahmsweise Stimmgabel von 60 V.-D. registriert.
Fig. 4. *A* durch das Rohr gesungen.
Fig. 5. *A* durch das Rohr bei Kompensationsstellung der Seitenröhren gesungen.

Fig. 6. Knallschwingung (Funkenentladung) bei eingeschobenen Seitenröhren. (Von rechts nach links lesen!).
Fig. 7. Desgl. bei Kompensationsstellung.

Fig. 8. *A* direkt am Schallschreiber gesungen, $n = 124$.
Fig. 9. *A* bei Kompensationsstellung, $n = 133$.
} $2^1/_2$ fache Vergrösserung. Siehe Figur im Text S. 170.

Fig. 10. *A* direkt am Schallschreiber gesungen, $n = 123{,}9$.
Fig. 11. Desgl. nach Einschaltung der Rohrleitung.
Fig. 12. Desgl. nach Kompensationsstellung.
Fig. 13. Desgl. nach Kompensationsstellung, aber lauter gesungen.
} $2^1/_2$ fache Vergrösserung. Siehe Figur im Text S. 170.

Fig. 14. *A* durch Rohrleitung gesungen, $n = 127{,}2$.
Fig. 15. Desgl. nach Vorschaltung von Resonator I (256 Schwingungen), $n = 129$.
Fig. 16. Desgl. nach Vorschaltung von Resonator II (320 Schwingungen), $n = 130{,}9$.
Fig. 17. Desgl. ohne Resonator, bei Kompensationsstellung der Seitenröhren.
Fig. 18. Knall vor Resonator I (256 Schwingungen).
Fig. 19. Knall vor Resonator II (320 Schwingungen).

Fig. 20. *A* direkt am Schallschreiber auf *c* gesungen.
Fig. 21. Desgl. durch Resonator I.
Fig. 22. Desgl. durch Resonator I, aber auf *d*.
Fig. 23. *A* direkt am Schallschreiber auf die Note *a* gesungen.
Fig. 24. Wie Fig. 23, aber durch Resonator I.
Fig. 25. *A* direkt am Schallschreiber auf c_1 gesungen.
Fig. 26. Wie Fig 25, aber durch Resonator I.

Fig. 27. Vokal *A* gesungen auf g_{-1} aufsteigend bis c_1, und zwar einmal direkt am Schallschreiber, einmal durch den Resonator II ($n = 320$). Jeweilige Note und Längenwert von $^2/_{60}$ Sekunden sind auf den einzelnen Kurven eingezeichnet.
} Figur im Text bei etwa 5facher Vergrösserung durchgezeichnet, wieder in nahezu natürlicher Grösse (genauer $^5/_{6,3}$-facher) reproduziert.

Fig. 28. *A* gesungen von Frau Dr. S. direkt am Schallschreiber, $n = 230{,}2$.
Fig. 29. Desgl. durch Resonator ($n = 455{,}4$).
Fig. 30. *O* gesungen direkt am Schallschreiber.
Fig. 31. Eichung des in Fig. 29 gebrauchten Resonators durch Funkenknall.
Fig. 32. *A* gesungen von G. bei eingeschobenen Seitenröhren, $n = 126$.
Fig. 33. Desgl., aber drei Seitenröhren auf 65,3 und drei Seitenröhren auf 32,6 eingestellt.

Über die Verschmelzung von Formen.

Von

Prof. Dr. **Adolf Basler,**
Assistent am physiologischen Institut in Tübingen.

(Mit 4 Textfiguren.)

Wird dieselbe Stelle der Netzhaut kurz nacheinander in gleichen zeitlichen Zwischenräumen von Lichtreizen getroffen, dann sieht man bei geringer Frequenz der Reize die einzelnen Erhellungen gesondert, bei grösserer Frequenz findet jedoch eine Verschmelzung statt.

Um die Verschmelzungsfrequenz[1]), das ist die Anzahl der Reize in der Sekunde, bei der eben eine Verschmelzung eintritt, zu bestimmen, verfährt man am einfachsten so, dass man eine aus schwarzen und weissen Sektoren bestehende Scheibe in rasche Drehung versetzt und zusieht, bei welcher Geschwindigkeit das Weiss und Schwarz gerade in ein ganz gleichmässiges Grau übergehen; dieser Methode bediente sich schon Plateau[2]). In der gleichen Art wie für Schwarz und Weiss lässt sich natürlich die Verschmelzungsfrequenz auch für bunte Farben bestimmen. Aber wie auch diese Versuche angestellt werden, ob bunte oder tonfreie Farben gemischt werden, ob man das Gesichtsfeld gross oder klein macht, sie beziehen sich nur auf den Lichtsinn, das heisst, man sieht vollkommen ab von der Begrenzung der farbigen Flächen. Ausser den Farben lassen sich aber auch Formen[3]) zur Verschmelzung bringen. Ich denke mir z. B. zwei verschiedene Bilder, welche abwechselnd gesehen werden. Das erste bestehe, um ein möglichst einfaches Beispiel zu

1) Die Bezeichnung „Verschmelzungsfrequenz" stammt von J. v. Kries, Die Gesichtsempfindungen. Nagel's Handb. d. Physiol. Bd. 3 S. 109 (230). 1905.

2) Plateau zit. nach H. v. Helmholtz, Handbuch der physiologischen Optik 3. Aufl., Bd. 2 S. 179. Hamburg u. Leipzig 1911.

3) Wenn in dieser Untersuchung von „Form" gesprochen wird, so ist darunter stets die Umgrenzung flächenhafter Bilder zu verstehen. Vgl. dazu Guillery, Messende Untersuchungen über den Formensinn. Pflüger's Arch. Bd. 75 S. 466 (467). 1899.

gebrauchen, aus horizontalen, das zweite aus vertikalen Strichen. Erscheinen jetzt 1 Sekunde lang die horizontalen Striche, hierauf 1 Sekunde lang die vertikalen, später wieder die wagerechten usw., dann erkennt man — der Wirklichkeit entsprechend — abwechselnd die verschiedenen Bilder. Erfolgt aber der Wechsel wesentlich schneller, dann sieht man die beiden Strichsysteme zu einem Gitter vereinigt. So gibt es eine einfache Einrichtung, welche als Spielzeug dient und mitunter auf Jahrmärkten verkauft wird. Eine Scheibe aus Pappe trägt auf den beiden Seiten je ein Bild, etwa auf der einen Seite das eines Vogels, auf der anderen Seite die Abbildung eines Käfigs. Wird die Scheibe mit Hilfe von zwei an ihr angebrachten

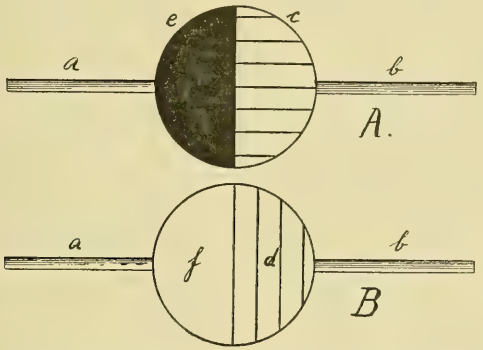


Fig. 1. Scheibe, die sich mit Hilfe der Stäbchen *a* und *b* in rasche drehende Bewegung versetzen lässt. *A* Vorderansicht, *B* Rückansicht.

Stäbchen in rasche Drehungen versetzt, dann sieht man den Vogel in seinem Käfig sitzen. Mit eben dieser Einrichtung lässt sich, wenn auch nur in primitiver Art, die Verschmelzung von Formen mit der von Farben[1]) vergleichen. Zu diesem Zwecke wurde eine solche Scheibe durch eine zur Drehungsachse senkrechte Linie, wie Fig. 1 zeigt, in zwei gleiche Teile geteilt. Auf der rechten Hälfte wurden auf der einen Seite (*A*) horizontale (*c*), auf der andern Seite (*B*) vertikale Striche (*d*) aufgezeichnet. Die linke Hälfte dient zur Mischung von Farben. Deshalb wurde sie auf der Seite *A* mit schwarzem Papier überklebt (*e*). Dreht man diese Scheibe rasch mit den Fingern um die beiden Stäbchen *a* und *b* als Achse, am besten vor einer schwarzen

1) Das Wort Farbe wird stets in dem Hering'schen Sinne gebraucht, wobei also nicht nur bunte Farben darunter zu verstehen sind, sondern auch die tonfreien (Schwarz, Weiss, Grau).

Unterlage, dann sieht man auf der rechten Hälfte der Scheibe ein Gitterwerk, das durch Verschmelzung der senkrechten und wagerechten Striche entstanden ist, auf der linken Hälfte dagegen abwechselnd Weiss und Schwarz, wobei günstigstenfalls ein starkes Flimmern auftritt, niemals aber ein gleichmässiges Grau, was ganz begreiflich ist, da wir nicht imstande sind, mit den Fingern der Scheibe die Geschwindigkeit zu erteilen, die nötig wäre, damit eine vollkommene Farbenverschmelzung eintritt. Aus diesem Versuche geht hervor, dass unter den eingehaltenen Bedingungen die Verschmelzungsfrequenz für Formen kleiner ist als die für Schwarz und Weiss. Dass die Verschmelzung von Figuren etwas wesentlich anderes ist als die von periodisch wiederkehrenden Lichtreizen, darauf weist auch Stigler[1]) bei seinen Erörterungen über den Kinematographen hin.

Unsere Fragestellung ist nun die: Wie schnell dürfen verschiedene Figuren nacheinander dem Auge dargeboten werden, damit sie eben noch einzeln zu erkennen sind, und bei welcher Frequenz tritt eine Verschmelzung ein? Diese Frage wurde meines Wissens bisher noch nicht systematisch untersucht, wenn auch festgestellt wurde, wie gross die Intensität der Beleuchtung sein und wie lange eine Exposition erfolgen muss[2]), damit ein Bild erkannt wird.

Kommt der Fähigkeit des Auges, verschiedene rasch nacheinander dargebotene Formen einzeln zu erkennen, eine praktische Bedeutung zu?

Es könnte zweifelhaft erscheinen, ob die Feststellung der Verschmelzungsfrequenz für Figuren sich der Mühe lohnt. Einem solchen Zweifel gegenüber muss jedoch hervorgehoben werden, dass die Kenntnis über die Verschmelzung von Formen eine viel grössere praktische Bedeutung besitzt als die von Farben, denn Weiss und Schwarz mischen wir durch rasche Aufeinanderfolge doch nur bei physiologisch-optischen Untersuchungen. Mit der Fähigkeit des Auges, verschiedene rasch nacheinander dargebotene Bilder in allen Einzelheiten zu erkennen, hängt aber unser ganzes Sehen zusammen.

1) R. Stigler, Über das Flimmern des Kinematographen. Pflüger's Arch. Bd. 123 S. 224 (226). 1908.

2) A. Broca et D. Sulzer, Inertie du sens visuel des formes. Journ. de physiol. et de pathol. générale t. 5 p. 293 et p. 637. 1903.

Nur ein kleiner Teil der Netzhaut, der gelbe Fleck, ist imstande, die auf ihm entworfenen Bilder deutlich zu perzipieren. Die quer elliptische Fovea centralis ist in der Regel $^1/_3$ mm breit und $^1/_5$ mm hoch[1]). Danach lässt sich berechnen, dass wir von einem Gegenstand, der 30 cm von dem Auge entfernt ist, nur ein Gebiet von 6,6 mm Breite und 4 mm Höhe deutlich sehen. Damit hängt es zusammen, dass sich — bei sehr kurzer Expositionsdauer, während der das Auge sich nicht bewegen kann, — von Buchstaben, die in Form einer Linie angeordnet sind, aber keinen Sinn ergeben, nur etwa sechs bis sieben erkennen lassen[2]). Eine solche Buchstabenreihe ist etwas länger, als der Breite des gelben Fleckes entspricht, was damit zusammenhängt, dass am Rande der Fovea die Sehschärfe nur allmählich abnimmt. Von einer Schrift, die aus zusammenhängenden Sätzen besteht, kann man allerdings unter günstigsten Bedingungen bis zu 20 Buchstaben entziffern. Zum Erkennen ganzer Wörter brauchen eben viele Teile derselben nur in ihren allgemeinen Umrissen gesehen zu werden[3]). Nun sind wir ja an den Teilen der Netzhaut, welche dem gelben Fleck nicht angehören, nicht blind, aber die Sehschärfe nimmt doch von der Macula lutea aus sehr rasch ab.

Wenn wir trotz Kleinheit des gelben Fleckes einen grossen Teil unserer Umgebung in allerkürzester Zeit deutlich sehen, so rührt dies daher, dass das Auge sehr rasch bewegt wird. Dabei wandert der Blick nicht mit einer mittleren gleichmässigen Geschwindigkeit über die Objekte hin, sondern in einzelnen Absätzen, wie es für das Lesen von Öhrwall und Dodge[4]) nachgewiesen wurde. Wir fixieren einen Punkt kurze Zeit hindurch, bis ein Gebiet von 1 cm Länge deutlich erkannt wird, hierauf bewegen wir die Augen mit ausserordentlicher Schnelligkeit weiter, so dass jetzt ein neuer, in der Nähe des ersten liegender zweiter Punkt fixiert wird, und so fort, bis das ganze Gebiet, das gesehen werden soll, überblickt ist. So erfolgen z. B. beim Lesen bei gewöhnlicher Beleuchtung 2—2,5 Fixierungen in der Sekunde.

---

1) O. Zoth, Augenbewegungen und Gesichtswahrnehmungen. Nagel's Handb. d. Physiol. Bd. 3 S. 283 (344). Vieweg u. Sohn, Braunschweig 1905.

2) B. Erdmann und R. Dodge, Psychologische Untersuchungen über das Lesen S. 136 u. 142. Max Niemeyer, Halle a. S. 1898. Dort auch die frühere Literatur. Siehe auch H. Öhrwall, Die Bewegungen des Auges während des Fixierens. Skand. Arch Bd. 27 S. 65 (67). 1912.

3) B. Erdmann und R. Dodge, l. c. S. 155.

4) B. Erdmann und R. Dodge, l. c. S. 39.

Die erste Bedingung für das Sehen ist also die, dass verschiedene Formen, welche sich auf derselben Stelle der Netzhaut abbilden, bei einer Frequenz von 2,5 in der Sekunde noch deutlich erkannt werden, d. h. nicht verschmelzen.

Versuchsanordnung zur Bestimmung der Verschmelzungsfrequenz für Konturen bei Tagesbeleuchtung.

Zur Bestimmung der Verschmelzungsfrequenz bediente ich mich eines Anschütz'schen Schnellsehers *a* (Fig. 2), der mit Hilfe des Wirtels *b* und einer Transmission durch ein Uhrwerk mit be-

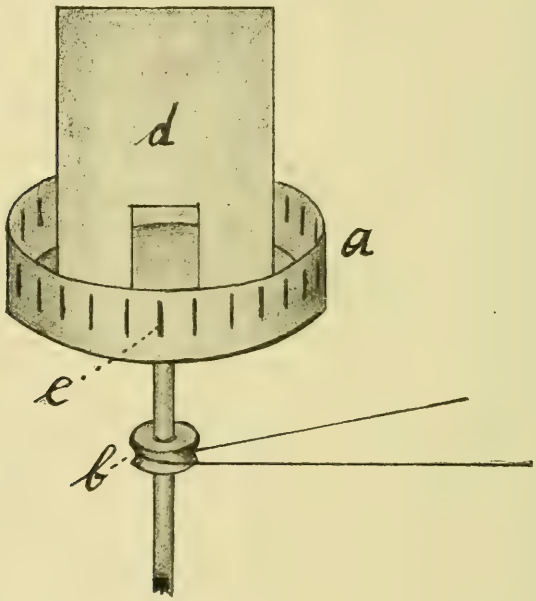


Fig. 2.

liebiger Geschwindigkeit gedreht werden konnte. Bei diesem Apparat sind bekanntlich in einem ringförmigen Karton Spalten angebracht, durch die das Auge des Beobachters blickt. Jedem Spalt steht eine Figur gegenüber.

Ich stellte möglichst einfache Figuren her in Gestalt von schräg verlaufenden Strichen. Das Band, welches die Zeichnungen enthält, wurde der Länge nach in eine obere und untere Hälfte eingeteilt. In die obere Hälfte wurden schräge Striche eingezeichnet, in Abständen, welche der Entfernung der Spalten entsprechen. In der

unteren Hälfte waren Kreuze eingezeichnet, und zwar in der Weise, dass genau unter jeden Strich ein Kreuz zu liegen kam. So bekam das Band, welches zur Anwendung gelangte, das Aussehen, wie es Fig. 3 veranschaulicht. Die in der unteren Reihe stehenden Kreuze, welche während der Drehung der Reihe nach durch die verschiedenen Spalten gesehen werden, erscheinen jedesmal an derselben Stelle des Gesichtsfeldes. Infolgedessen tritt keine Veränderung ein; man glaubt immer das gleiche Kreuz zu sehen, ob man langsam oder schnell dreht. Von den in der oberen Reihe angeordneten schrägen Strichen verläuft der erste, dritte, fünfte usw. von links unten nach rechts oben. Sie sollen in Anlehnung an das Schreiben solcher Striche bei der Kurrentschrift als aufsteigende bezeichnet werden.

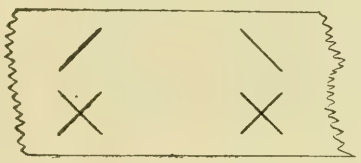


Fig. 3.

Der zweite, vierte, sechste usw. Strich steht senkrecht zu den erstgenannten. Diese Striche nenne ich absteigende. Bei der Drehung des Schnellsehers vereinigen sich die Striche, wenn die Rotation schnell genug erfolgt, ebenfalls zu Kreuzen, und sie lassen sich dann nicht von denjenigen in der unteren Hälfte unterscheiden. Bei langsamer Drehung dagegen erscheinen sie abwechselnd auf- und absteigend.

Bei der gewöhnlichen Anwendungsweise eines Stroboskopes sieht man immer mehrere Bilder zugleich. Da dieser Umstand die Beurteilung des Gesehenen erschwert hätte, brachte ich im Innern des Rades eine feststehende Abblendung *d* (Fig. 2) genau in der Grösse an, dass das durch den einen Spalt *e* blickende Auge das gegenüberliegende Bild zwar ganz, aber kein anderes danebenstehendes sehen konnte. An meinem Apparat waren 23 Spalten vorhanden, somit wurde das dem Auge dargebotene Bild während einer Umdrehung 23 mal gewechselt. Das Auge des Beobachters befand sich 10 cm vor dem Spalt *e* und wurde dort durch eine geeignete Vorrichtung fixiert.

Die Versuche wurden nun in folgender Weise ausgeführt. Nachdem die Versuchsperson in der richtigen Stellung Platz genommen hatte, wurde das Stroboskop mit einer bestimmten Geschwindigkeit gedreht. Die Versuchsperson hatte anzugeben, was durch den Ausschnitt der Wand *d* hindurch gesehen wird. Erschienen zwei Kreuze übereinander, so war dies ein Zeichen dafür, dass der Wechsel so schnell

erfolgte, dass eine vollkommene Verschmelzung eintrat, und der Gang durfte verlangsamt werden. Erschienen aber die Striche der oberen Reihe einzeln nacheinander, dann wurden die Versuche mit grösseren Geschwindigkeiten vorgenommen.

Versuchsergebnisse.

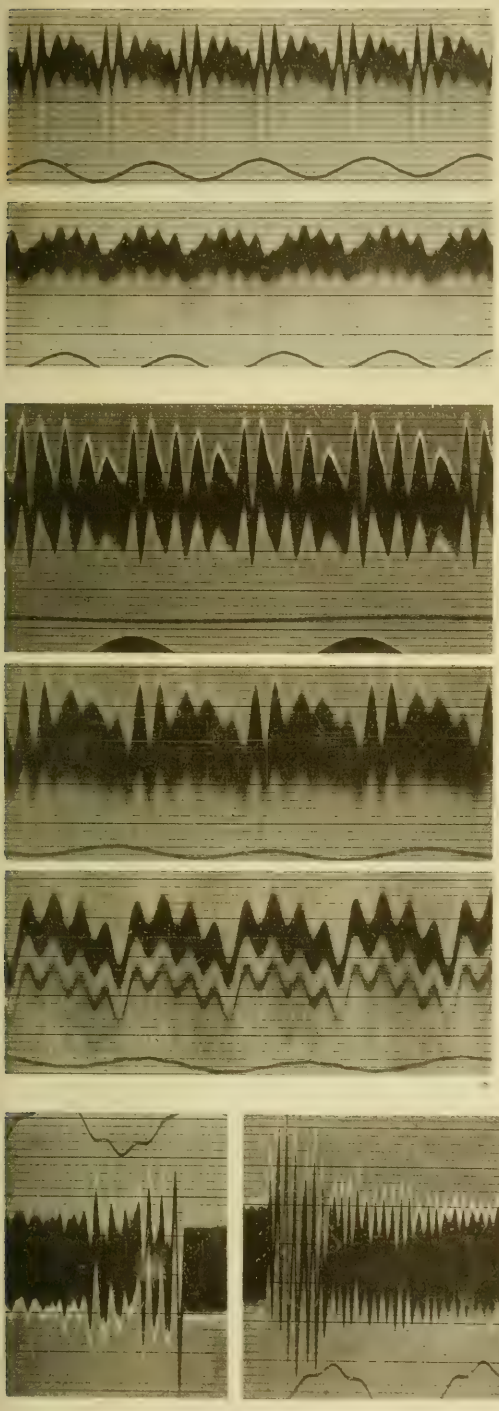
Bei Ausführung der beschriebenen Versuche lässt sich leicht feststellen, dass es kaum möglich ist, die Geschwindigkeit, bei der eine Verschmelzung stattfindet, genau anzugeben. Das, was sich beobachten lässt, ist kurz folgendes.

Bei langsamer Drehung sah man zunächst die einzelnen Striche, also zuerst etwa einen aufsteigenden, dann einen absteigenden, hierauf wieder einen aufsteigenden und so fort. Diese Striche liessen sich noch in allen ihren Einzelheiten erkennen; wurde die Drehung allmählich schneller gemacht, dann schien der aufsteigende Strich in einen absteigenden überzugehen. Man hatte das Gefühl der Bewegung, wie dies ja auch früher bei ähnlichen Untersuchungen beobachtet wurde. Bei zunehmender Drehungsgeschwindigkeit wurde die scheinbare Bewegung, mit welcher der aufsteigende Strich in den absteigenden überging, immer schneller, bis bei noch grösserer Geschwindigkeit die beiden Arten von Strichen einer einzigen Figur anzugehören schienen.

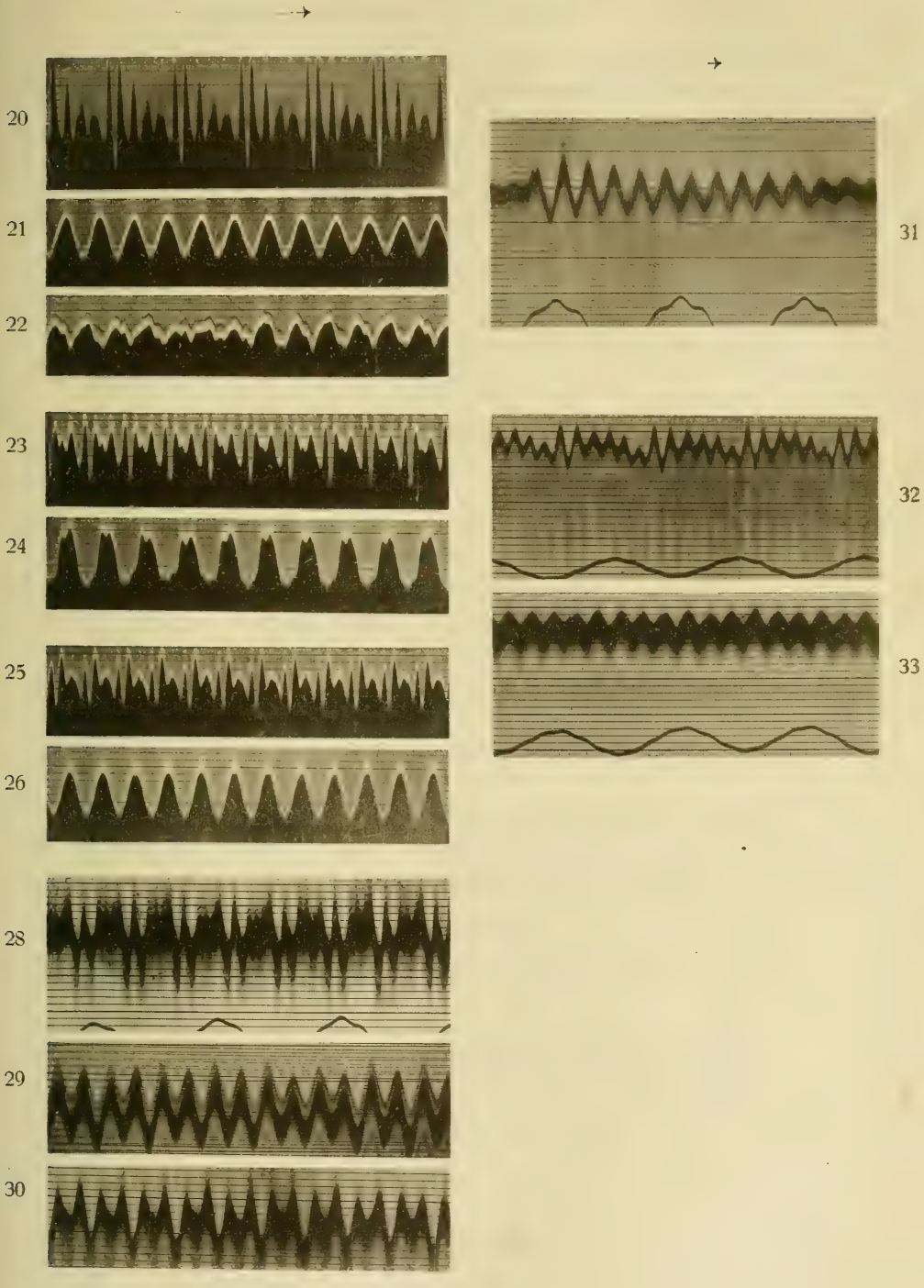
Als Beispiel für das Gesagte seien drei meiner Versuche im Protokoll wiedergegeben:

Versuch vom Dienstag, 14. Juli 1914. Versuchsperson B.

Nr.	Dauer von fünf Umdrehungen	Zahl der Expositionen in der Sekunde	Wahrnehmung
1	25 Sek.	4,6	Manchmal vereinigt, manchmal getrennt.
2	17 „	6,76	Vollkommen vereinigt.
3	50 „	2,3	Vollkommen getrennt.
4	37 „	3,1	Striche getrennt, aber schon Gefühl der Bewegung.
5	33 „	3,48	Striche gehen sehr schnell ineinander über.
6	28 „	4,1	Übergang sehr schnell.
7	25 „	4,6	Fast vereinigt.



Verlag von Martin Hager, Bonn.



Verlag von Martin Hager, Bonn.

Versuch vom Mittwoch, 15. Juli 1914 morgens. Versuchsperson B.

Nr.	Dauer von fünf Umdrehungen	Zahl der Expositionen in der Sekunde	Wahrnehmung
1	28 Sek.	4,1	Bewegung.
2	26 „	4,4	Bewegung sehr schnell.
3	24 „	4,79	Nahezu vereinigt.
4	23,5 „	4,9	Ziemlich vereinigt, noch etwas unruhig.
5	22 „	5,2	Ähnlich.
6	20 „	5,75	Ähnlich.
7	18,5 „	6,2	Vereinigt, manchmal leichtes Flimmern.
8	17 „	6,76	Vereinigt.
9	16 „	7,2	Ebenso.

Versuch vom Freitag, 17. Juli 1914 morgens. Versuchsperson B.

Nr.	Dauer einer Umdrehung	Zahl der Expositionen in der Sekunde	Wahrnehmung
1	17 Sek.	1,35	Vollkommen getrennt.
2	12 „	1,9	do.
3	10 „	2,3	do.
4	10 „	2,3	do.
5	9 „	2,55	Getrennt zu sehen, ganz deutlich, aber schon Übergang.
6	7 „	3,3	Richtige Bewegung, Schrift wäre sicher nicht mehr zu erkennen.
7	8 „	2,9	Auch Bewegung, aber einzelne Teile deutlich zu sehen.

Ordnet man die Ergebnisse der drei Versuche nach der Anzahl der Expositionen in der Sekunde, dann erhält man folgende Tabelle:

Zahl der Expositionen	Wahrnehmung
1,35	Figuren vollkommen getrennt.
1,9	do.
2,3	do.
2,55	Figuren ganz deutlich getrennt zu sehen, aber schon Übergang der einen Figur in die andere in Form einer Bewegung.
2,9	Ähnlich.
3,1	do.
3,48	Figuren gehen schon schnell ineinander über.
4,1	Übergang sehr schnell.
4,4	Ebenso.
4,6	Fast vereinigt.
4,79	do.
4,9	Fast vereinigt, noch etwas unruhig.
5,2	Ähnlich.
5,75	do.
6,2	Vereinigt, manchmal leichtes Flimmern.
6,76	Vereinigt.
7,2	do.

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, dass man unter den obwaltenden Bedingungen die Figuren bei einer Frequenz von 3,1 in der Sekunde noch deutlich sah. Bei einer grösseren Frequenz gingen die einzelnen Striche so schnell ineinander über, dass es schwer war, anzugeben, welche Einzelheiten der einen und welche der anderen Figur angehören. Immerhin erkannte man zunächst noch deutlich, dass es sich um verschiedene Figuren handelte, die miteinander abwechselten. Erst bei einer Frequenz von etwa 4,6 trat eine zeitweise Verschmelzung ein, d. h., manchmal schienen die Striche einer einzigen Zeichnung anzugehören, dann aber wieder war eine Zeit lang ein Wechsel zu beobachten. Dauernd vereinigt waren die beiden Figuren erst bei einer Geschwindigkeit von 6,76 in der Sekunde. Erst bei einer solchen Frequenz konnte man die Verschmelzung der beiden Figuren von einer einzigen nicht mehr unterscheiden.

Nach dem Ergebnis dieser Versuche lässt sich die Behauptung aussprechen: dass eine vollkommene und dauernde Verschmelzung der Formen erst auftrat, wenn in der Sekunde sieben Expositionen stattfanden.

Abhängigkeit der Verschmelzungsfrequenz von der Stärke des Reizes.

Die Verschmelzung von Formen hängt offenbar wesentlich ab von der Zeit, um welche die Empfindung den Reiz überdauert, also von der Länge des „Abklingens". Wirkt das zweite Bild schon auf das Auge, wenn das erste noch nicht verschwunden ist, dann müssen — sollte man annehmen — die beiden Bilder zu einem verschmelzen. Das Abklingen dauert aber um so länger, je stärker die Intensität des eben verschwundenen Reizes war[1]). Ist demnach der Intensitätsunterschied zwischen den Strichen einer Zeichnung und dem Grunde gross, dann überdauert die Empfindung den Reiz erfahrungsgemäss länger als bei geringen Helligkeitsunterschieden der Figur. Aus diesem Grunde war anzunehmen, dass eine Verschmelzung bei um so kleinerer Periodenzahl eintritt, je mehr sich die Konturen von der Umgebung unterscheiden.

1) Vgl. J. v. Kries, Die Gesichtsempfindungen. Nagel's Handb. d. Physiol. Bd. 3 S. 109 (223). 1905.

Deshalb schien es mir wichtig, experimentell festzustellen, in welchem Sinne die Verschmelzungsfrequenz von Formen abhängig ist von dem Intensitätsunterschied der Striche gegenüber dem Grund.

Zur Ausführung solcher Versuche bediente ich mich einer Aufstellung, wie sie im folgenden beschrieben ist. An einer rotierenden Achse *a* (Fig. 4) ist eine Episkotisterscheibe *b* mit vier radiären, 3 mm breiten Spalten *I—IV* befestigt. An dem anderen Ende der Achse *a* befindet sich eine gleichgrosse Scheibe *c*, in welche ebenfalls Spalten eingeschnitten sind, die aber mit den Radien einen

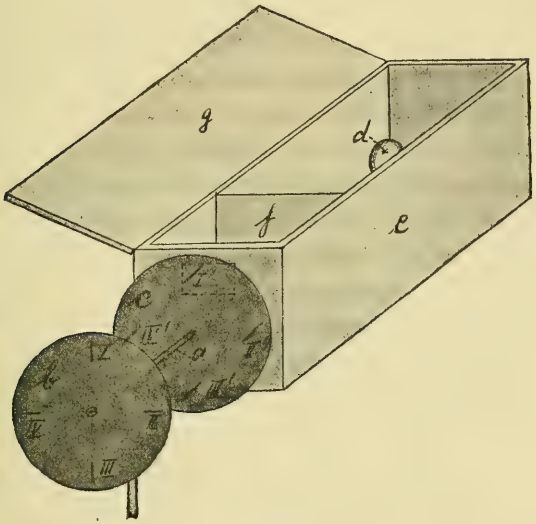


Fig. 4.

Winkel von 45° bilden; diese Spalten sind 2 mm breit und mit *I'—VI* bezeichnet. Die Scheiben *b* und *c* sind so an der Achse befestigt, dass die Spalten *I* und *I'*, *II* und *II'* usw. einander gegenüberstehen. Die Spalten der Scheibe *c* haben bei der Stellung der Scheibe, wie sie in Fig. 4 wiedergegeben ist, alle aufsteigende Richtung. Bei einer Drehung der Scheibe um 90° werden sie absteigend; hat die Drehung 180° erreicht, werden sie wieder aufsteigend und so fort. Der jeweils oben liegende Spalt ist also abwechselnd aufwärts und abwärts gerichtet.

Ausserdem ist dafür gesorgt, dass derjenige Spalt der Scheibe *c*, der sich gerade oben befindet, von hinten her in abstufbarer Stärke beleuchtet werden kann. Dies geschieht mit Hilfe einer elektrischen Glühlampe *d*, die in dem Holzkasten *e* eingeschlossen ist. An der

dem Auge zugekehrten Seite dieses Kastens befindet sich an der Stelle des Spaltes I' eine rechteckige Öffnung, welche in Fig. 4 (da sie durch die Scheibe c verdeckt wird) punktiert gezeichnet ist. 12 cm hinter dieser Öffnung befindet sich ein transparenter Schirm f, der durch die Strahlung der Lampe d beleuchtet wird. Zur Verstärkung oder Abschwächung der Helligkeit kann man die Lampe d dem Schirm nähern resp. sie von ihm entfernen. Da aber dadurch noch nicht die notwendigen Intensitätsunterschiede erreicht wurden, habe ich die Verdunklung noch gesteigert dadurch, dass ein bis zwei Blatt weissen Schreibpapiers an dem transparenten Schirm angebracht wurden. Der Deckel g des Kastens e, der auf der Skizze offen gezeichnet ist, wird bei dem Versuch natürlich zugemacht.

Blickt man durch den oberen Spalt der Scheibe b nach der Öffnung in dem Kasten e und versetzt die Achse a in langsame Drehung, dann sieht man die helleuchtenden Spalten der hinteren Scheibe in der oben beschriebenen Weise wechseln. Mit dieser Aufstellung ist man im Gegensatz zu der früher beschriebenen Versuchsanordnung imstande, die Striche, welche zur Verschmelzung gebracht werden, beliebig hell erscheinen zu lassen. Die Scheibe c wird von einem hinter dem Beobachter befindlichen Fenster voll beleuchtet. Die Drehung der Scheiben b und c wird durch ein Kymographionuhrwerk mit Hilfe einer Transmission vorgenommen. Die ganze Anordnung ist so aufgebaut, dass die jeweils obenstehenden Spalten der beiden Scheiben sich in Augenhöhe der sitzenden Versuchsperson befinden.

Zur Ausführung der Versuche nahm die Versuchsperson vor der Aufstellung Platz. Die Scheiben wurden in verschieden rasche Rotation versetzt, und es musste angegeben werden, was sich dabei wahrnehmen liess. Dieser Versuch wurde bei den verschiedensten Helligkeiten der Spalten wiederholt, während die Umgebung der Spalten bei Tagesbeleuchtung erschien.

So wurde zum Beispiel ein Versuch ausgeführt bei einer Entfernung der Lampe von 20 cm. Bei manchen Beobachtungen wurden vor den Schirm f noch zwei Blatt Schreibpapier vorgesteckt, bei anderen wurde nur die Mattscheibe f benützt. Natürlich waren im ersten Fall die Striche dunkler als im zweiten.

Der Versuch sei im Protokoll wiedergegeben.

Versuch vom Dienstag, 28. Juli 1914. Versuchsperson B.

A. Beleuchtung der Spalten: Lampenabstand = 20 cm. Verdunklung durch Mattscheibe und zwei Papiere.

Nr.	Dauer von fünf Umdrehungen	Zahl der Expositionen in der Sekunde	Wahrnehmung
1	2,5 Sek.	8	Kreuz in geringer Bewegung.
2	3 „	6,7	Kreuz in starker Bewegung.
3	4,5 „	4,4	Schnelle Bewegung, Übergang in Kreuz.
4	4,75 „	4,2	Strich in Bewegung.
5	2,25 „	8,9	Kreuz glatt.

B. Beleuchtung der Spalten: Lampenabstand = 20 cm. Verdunklung durch Mattscheibe ohne Papier.

Nr.	Dauer von fünf Umdrehungen	Zahl der Expositionen in der Sekunde	Wahrnehmung
6	2,25 Sek.	8,9	Striche in Bewegung mit Übergang in Kreuz.
7	2 „	10	Kreuz in starker Bewegung.
8	2,5 „	8	Strich in Bewegung.
9	3 „	6,7	do.
10	4,5 „	4,4	Strich in langsamer Bewegung.
11	4,75 „	4,2	Striche in voller Deutlichkeit zu erkennen.
12	2 „	10	Kreuz in lebhafter Bewegung.
13	1,5 „	13,3	Kreuz glatt.

Am besten lässt sich das Ergebnis übersehen, wenn man den Versuch in die Form untenstehender Tabelle bringt.

Zahl der Expositionen in der Sekunde	a) Dunklere Spalten	b) Hellere Spalten
4,2	Strich in Bewegung.	Striche in voller Deutlichkeit zu erkennen.
4,4	Schnelle Bewegung, Übergang in Kreuz.	Strich in langsamer Bewegung.
4,7	Kreuz in starker Bewegung.	Strich in Bewegung.
8,0	Kreuz in geringer Bewegung.	do.
8,9	Kreuz glatt.	Striche in Bewegung mit Übergang in Kreuz.
10,0	—	Kreuz in starker Bewegung.
13,3	—	Kreuz glatt.

Man sieht ohne weiteres, dass die helleren Striche erst bei einer höheren Frequenz verschmolzen als die dunklen.

Aus diesen Versuchen ergab sich also die bemerkenswerte Tatsache, dass die Striche um so leichter verschmolzen, je dunkler sie waren.

Vergleicht man die beiden Versuche mit den auf S. 190 und 191 mitgeteilten, dann fällt auf, dass die Verschmelzung erst bei höherer Frequenz auftrat als bei Tagesbeleuchtung. Diese Erscheinung ist dadurch bedingt, dass die von hinten her erleuchteten Striche sich unter allen Umständen deutlicher von der Umgebung abhoben als die nur auf einen Papierstreifen des Stroboskopes aufgemalten.

Aus der zuletzt mitgeteilten Versuchsreihe lässt sich schliessen, dass offenbar der durch einen starken Reiz bedingte Formeindruck, der an sich lange Zeit bestehen bliebe, durch den neuen starken Reiz vernichtet wird. Es liegt also eine Erscheinung vor, welche eine gewisse Analogie zu der Mischung von Schwarz und Weiss aufweist. Denn auch dort verschmelzen grössere Helligkeitsdifferenzen erst bei grösserer Periodenzahl [1]).

Da Dunkeladaptation im allgemeinen in dem gleichen Sinne wirkt wie eine Verstärkung des Reizes, war anzunehmen, dass auch durch Änderungen des Adaptationszustandes die Verschmelzung bei verschiedener Frequenz eintreten würde. Aus diesem Grunde stellte ich die Versuche bei verschiedenem Adaptationszustande an. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, dass die von mir benützten Figuren eine solche Grösse hatten, dass ihre Netzhautbilder sich nicht weit nach der Peripherie hin erstreckten. Doch ist durch die Untersuchungen von Dittler und Izuo Koike [2]) sichergestellt, dass auch an der Stelle des deutlichsten Sehens Adaptation vorhanden ist, wenn auch nicht in dem Maasse wie in den peripheren Teilen der Netzhaut. Leider wurden aber meine dahingehenden Versuche durch die Zeitverhältnisse jäh unterbrochen, so dass es mir nicht möglich war, zu einem einheitlichen Ergebnis zu gelangen.

Zusammenfassung der Versuchsergebnisse.

1. Zweierlei Arten von schwarzen Strichen auf weissem Grunde, welche dem Auge abwechselnd in gleichmässigen zeitlichen Zwischen-

---

1) E. G. Baader, Über die Empfindlichkeit des Auges für Lichtwechsel, S. 31. Dissertation. Freiburg 1891.

2) R. Dittler und Izuo Koike, Über die Adaptationsfähigkeit der Fovea centralis. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 46 S. 166. 1912.

räumen gezeigt wurden, verschmolzen zu einer einheitlichen Zeichnung, wenn in der Sekunde 6,76 Striche erschienen.

2. Wechselten in der Sekunde nur 4,5 Striche miteinander ab, dann schien der eine Strich durch Veränderung seiner Form in den anderen überzugehen. Bei noch langsamerer Frequenz (2 in der Sekunde) konnte man die einzelnen Striche, der Wirklichkeit entsprechend, als verschiedene erkennen.

3. Wurden die Striche von hinten her erleuchtet, dann verschmolzen sie, wenn die Beleuchtung schwach war, bei 8,9 Expositionen in der Sekunde.

4. War die Lichtstärke dagegen gross, dann verschmolzen die Striche erst bei 13,3 Darbietungen zu einer einheitlichen Figur.

5. Aus diesen Ergebnissen muss man schliessen, dass die Verschmelzung von Formen im allgemeinen sich schon vollkommen vollzieht bei einer Geschwindigkeit, bei der Farben noch deutlich flimmern.

6. Weiterhin geht aus den beschriebenen Untersuchungen hervor, dass die Formen um so leichter verschmolzen, je weniger sie sich von ihrer Umgebung abhoben.

Über die Helligkeitsschwelle bewegter Felder.

Von

Professor Dr. **Adolf Basler,**
Assistent am physiologischen Institut Tübingen.

(Mit 6 Textfiguren.)

Lassen wir ein dunkles Feld auf hellem Grunde seiner Umgebung immer ähnlicher werden, dann muss einmal ein solcher Grad der Ähnlichkeit eintreten, dass dasselbe nicht mehr gesehen werden kann. Sobald es aber die geringste Bewegung ausführt, wird es sofort wiedererkannt, und zwar so lange, als die Verschiebung stattfindet.

Man kann sich von dieser Tatsache leicht durch einen einfachen Versuch überzeugen, der sich jederzeit ausführen lässt. Man lege in einem etwas verdunkelten Raum ein Blatt weissen Papiers flach auf einen Tisch und stelle dahinter eine brennende Kerze oder Lampe auf, so dass dadurch das Papier gut beleuchtet wird. Bringt man zwischen Papier und Lampe einen zwischen beiden Händen ausgespannten Bindfaden, dann wirft dieser, wenn er sich in der Nähe des Papierblattes befindet, einen dunklen Schatten auf dasselbe. Wird er dagegen unmittelbar vor die Lampe gehalten, dann ist sein Schatten unsichtbar. So lässt sich leicht eine solche Lage für den ausgespannten Bindfaden ermitteln, bei der der Schatten eben unsichtbar wird. Werden jetzt Bewegungen in beliebiger Grösse und Geschwindigkeit ausgeführt, jedoch so, dass die Entfernung von der Lichtquelle in jeder Phase der Bewegung dieselbe bleibt, dann sieht man sofort einen in Bewegung begriffenen Strich (den Schatten des Fadens). Sobald man jedoch in der Bewegung einhält, ist der dunkle Streifen verschwunden.

Diese Tatsache wurde, wie ich nachträglich fand, zuerst von Arago[1]) beobachtet, der bei Sonnenschein auf der Terrasse seiner

1) F. Arago, Fünfte Abhandlung über Photometrie. Sämtliche Werke, herausgegeben von W. G. Hankel Bd. 10 S. 204 (208). Otto Wigand, Leipzig 1859.

Sternwarte promenierend, seinen eigenen Schatten auf dem Fussboden wahrnahm. Sobald er stehen blieb, war vom Schatten nichts mehr zu sehen.

Der Schatten war nämlich durch die an den Glasfenstern eines Gebäudes reflektierten Sonnenstrahlen bedingt, während gleichzeitig der ganze Boden von den direkt auffallenden Sonnenstrahlen erleuchtet wurde. Deshalb war natürlich der Schatten ausserordentlich schwach und in Ruhe nicht zu sehen.

In einer experimentellen Untersuchung stellte Arago[1]) fest, dass einmal die Unterscheidung in Ruhe bei $^1/_{39}$, in Bewegung bei $^1/_{58}$ Helligkeitsunterschied unmöglich wurde.

Schneider[2]) führte genauere Untersuchungen über diesen Gegenstand aus und ermittelte den Einfluss der Konturenschärfe und der mehr zentralen oder peripheren Lage des Netzhautbildes. Er fand das Verhältnis des Unterschiedes bei Ruhe und Bewegung 84:160 bzw. 69:140 bei einem Schatten mit scharfen Konturen, 14,6 : 37,7 bei einem verwaschenen Schatten. Lag der beobachtete Schatten 25° seitlich vom Fixationspunkt, dann betrug das gleiche Verhältnis 13,8 : 40,73.

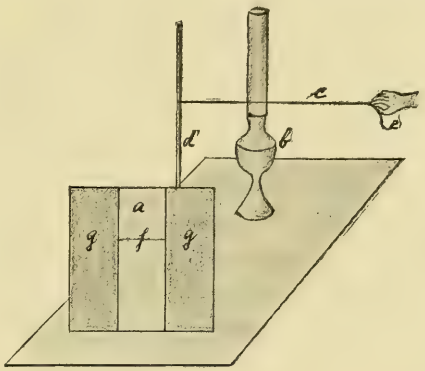


Fig. 1. Einfache Aufstellung zur Erzeugung eines schwach sichtbaren Schattens.

Zur vorläufigen Untersuchung bediente ich mich folgender Aufstellung.

Anf einem Tische steht ein transparenter Schirm *a*, der durch einen mit weissem Papier überzogenen quadratischen Rahmen von 50 cm Seitenlänge gebildet wird. 80 cm von dem Schirm entfernt steht als Lichtquelle eine Petroleumlampe *b*. Zwischen Lampe und Schirm ist quer zur Richtung der Lichtstrahlen ein Bindfaden *c* ausgespannt, dessen eines Ende an einem Stativ *d*

1) F. Arago, l. c. Bd. 10. S. 210.

2) G. H. Schneider, Warum bemerken wir mässig bewegte Dinge leichter als ruhende? Vierteljahrsschr. f. wissensch. Philosoph. Bd. 2 S. 377 (394). 1878.

angebunden ist, während das andere Ende sich beliebig weit nach oben oder unten verschieben lässt. Dieser Bindfaden wirft auf den Schirm einen wagrecht verlaufenden Schatten *f*, dessen Deutlichkeit von der Entfernung zwischen Bindfaden und Schirm abhängt. Vor Ausführung des Versuchs werden Stativ und Bindfaden in eine solche Lage gebracht, dass der Schatten gerade unsichtbar wird. Die kleinste Bewegung lässt ihn wieder sichtbar werden. Durch die Versuchsanordnung ist es bedingt, dass die Bewegung immer in vertikaler Richtung erfolgt. Um das Gesichtsfeld, in dem eine Verschiebung stattfindet, einengen zu können, wurden vor dem Schirm an beiden Seiten zwei schwarze Kartonblätter *g g* aufgestellt, so dass sie zwischen sich einen senkrechten Spalt von 10 cm Breite freiliessen. Über die beiden Kartonblätter wurde nochmals je ein weiteres, etwas schmäleres gestellt, das sich längs dem Schirm verschieben liess, wodurch der Spalt beliebig klein gemacht werden kann.

Bei Ausführung der Untersuchungen fiel mir auf, dass der Unterschied im Erkennen von Ruhe und Bewegung um so ausgesprochener war, je länger der Schatten gemacht wurde. So fand ich zum Beispiel keinen Unterschied zwischen Ruhe und Bewegung, wenn das Netzhautbild des bewegten Schattens nur 0,3 mm lang war.

Wie man einen Schatten, d. h. einen dunklen Strich auf einem etwas helleren Grunde, bei geringem Intensitätsunterschied nur bei Bewegung wahrnehmen kann, so ist das gleiche natürlich der Fall bei einem helleren Strich auf dunklem Grunde. Die Ausführung des Versuchs in der Weise, dass sich ein heller Streifen auf dunklem Grunde bewegt, bietet eine Menge von Vorteilen, weshalb ich späterhin ausschliesslich diese Methode benutzte.

I. Versuche bei herabgesetzter Beleuchtung.

Versuchsanordnung.

In einem verdunkelten Zimmer ist ein gleichmässiger weisser Schirm *a* in Kopfhöhe einer sitzenden Person an einer Wand angebracht. 1 m von dieser Fläche entfernt befindet sich eine für Licht undurchlässige Wand *b*, welche einen 10 cm breiten und 17 cm hohen Ausschnitt besitzt. Sein oberes und unteres Ende sind mit den Strichen *c* und *d* bezeichnet. Dicht hinter dieser Wand befindet sich ein 64 cm langes Pendel *e*, welches senkrecht zur

Papierebene der Skizze schwingt. Am unteren Ende der Pendelstange ist eine ebenfalls undurchsichtige, 19 cm hohe, 25 cm breite Platte f angebracht, Dieselbe ist, wie aus den Maassen zu ersehen ist, wesentlich breiter als der Ausschnitt c d in der Wand b und deckt ihn deshalb auch bei den Schwingungen des Pendels vollständig zu. Das Pendel macht, wenn es angeschlagen wird, in der Minute 40 Schwingungen. In der Mitte der Platte f befindet sich ein senkrecht von oben nach unten verlaufender 10 mm breiter Spalt g.

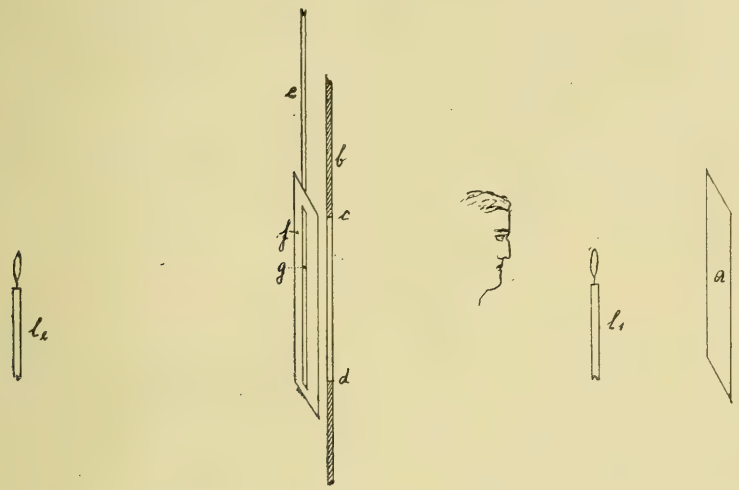


Fig. 2. Aufstellung für die Versuche bei herabgesetzter Beleuchtung.

Der Spalt wird von hinten her durch eine verschiebliche Lichtquelle l_2 erleuchtet und bedingt so auf dem Schirm a einen hellen Streifen.

Die Versuchsperson, deren Kopf in obenstehender Skizze angedeutet ist, sitzt so vor der Fläche a, dass ihre Augen 50 cm von derselben entfernt sind. Der ganze Schirm a wird beleuchtet von einer zweiten näheren Lichtquelle l_1. Diese muss so weit von dem Schirme entfernt sein, dass die Beleuchtung praktisch überall die gleiche ist. Dies ist der Fall, wenn die Entfernung einer Lichtquelle von einer kleineren Fläche ungefähr zehnmal so gross ist wie ihr grösster Durchmesser. Da die Flamme der von mir verwendeten Kerzen 3 cm hoch war, so würde eine Entfernung von 30 cm dieser Forderung genügen. Die Kerze l_1 wurde ein für allemal in einer Entfernung von 40 cm aufgestellt. Durch geeignete

Abblendungsvorrichtungen wurde dafür gesorgt, dass kein Licht der Kerze l_1 der Versuchsperson in die Augen kam.

Als Lichtquellen wurden zwei gleiche Paraffinkerzen von 18 mm Durchmesser verwendet. Durch Verschiebung der weiter entfernten Kerze in der Richtung nach dem Spalt zu und von demselben weg liess sich das Spaltbild in seiner Helligkeit erheblich verändern, während die Gesamtbeleuchtung (bedingt durch die Kerze l_1) stets die gleiche blieb.

Über die Berechnung der Lichtintensitäten sei folgendes vorausgeschickt. Die Entfernung der Kerze l_1 beträgt, wie erwähnt, 40 cm, die Entfernung der Kerze l_2 heisse n. Die Intensität der durch die Kerze l_2 hervorgerufenen Schirmbeleuchtung sei mit J_2 bezeichnet, die durch die Kerze l_1 bedingte mit J_1. Dann besteht die Proportion $J_1 : J_2 = n^2 : 40^2$. Denn die Beleuchtungsintensitäten verhalten sich umgekehrt wie die Quadrate der Entfernungen der Lichtquellen.

$$J_2 \text{ ist demnach} = \frac{1600\, J_1}{n^2}.$$

Die ganze Fläche a wird also beleuchtet mit der Intensität J_1 und der als Abbild des Spaltes entstehende helle Streifen noch obendrein mit der Intensität J_2, d. h. in diesem Bezirke ist eine Beleuchtung von der Intensität $J_1 + J_2$ vorhanden. Das Intensitätsverhältnis zwischen hellem Streifen und Umgebung beträgt also $J_1 : (J_1 + J_2)$; dasselbe ist aber gleich $J_1 : \left(J_1 + \frac{1600}{n^2} J_1\right)$.

Setzen wir die stets gleichbleibende Intensität $J_1 = 1$, dann erhalten wir das Verhältnis:

$$1 : \left(1 + \frac{1600}{n^2}\right).$$

Ausführung der Versuche.

Die Beobachtung wurde stets mit beiden Augen vorgenommen. Bei Ausführung der Versuche nahm die Versuchsperson vor der durch die Kerze l_1 beleuchteten Fläche a Platz, in einer Entfernung, dass der Augenabstand 50 cm betrug. Die stets gleiche Lage der Augen wurde durch eine Kopfstütze gesichert. Hierauf richtete die Versuchsperson den Blick längere Zeit ungezwungen auf die Fläche a. Dies geschah, damit der Adaptationszustand sich während des Versuchs nicht änderte und bei allen Versuchen der gleiche

blieb. Erst hierauf wurde das Pendel in Bewegung gesetzt, und zwar mit einer Amplitude von 10 cm.

Da bei einer Beobachtung in der Regel nie mehr als fünf Pendelschwingungen gebraucht wurden, so änderte sich die Grösse der Amplitude während des Versuchs nicht merklich.

Vergleich der Helligkeitsschwelle von Bewegung und Ruhe.

Schon der erste Versuch zeigte, dass, ganz den früheren Angaben entsprechend, ein bewegtes Feld bei wesentlich geringerem Intensitätsunterschied erkannt wurde als ein ruhendes.

Dieser Versuch sei im Protokoll wiedergegeben.

Versuch vom 16. April 1916.

Nr.	Entfernung der Kerze l_2 cm	Ruhe oder Bewegung	Wahrnehmung	Bemerkungen
1	320	Ruhe	ja, schwach	
2	330	Ruhe	nein	
3	327	Ruhe	nein	
4	335	Bewegung	ja	
5	370	Bewegung	ja	
6	400	Bewegung	ja	
7	500	Bewegung	nein	
8	380	Bewegung	ja	
9	470	Bewegung	ja	Erst nach mehreren Pendelschwingungen.
10	473	Bewegung	nein	

Wie auch bei allen späteren Versuchsreihen, wo nichts Besonderes gesagt ist, war der hellere Streifen 1,5 cm breit und 18 cm lang. Das Netzhautbild war 5,4 mm hoch und 0,45 mm breit.

Bei Ausführung des Versuchs fiel mir auf, dass der helle Streifen bei Bewegung häufig zuerst nicht erkannt wurde (vgl. Nr. 9 in obiger Tabelle). Wurde jedoch die Bewegung lange fortgesetzt, dann wurde er plötzlich sichtbar. Auf diese interessante Erscheinung soll weiter unten näher eingegangen werden, zunächst muss man jedenfalls aus ihr die Lehre ziehen, dass die Bewegung des hellen Streifens bei allen Versuchen gleich lang erfolgen muss, weil sonst keine vergleichbaren Werte erhalten werden.

Im übrigen wurde ein helles Feld auf dunklerem Grunde in Ruhe eben wahrgenommen, wenn die Lichtquelle l_2 320 cm vom Schirm entfernt war und demnach die Beleuchtungsintensität der Fläche um 0,0165 oder $^1/_{62}$ grösser war als die der Umgebung. Bei

Bewegung wurde die gleiche Fläche schon bei einem Intensitätsunterschied von 0,00725 oder $^1/_{143}$ erkannt, dabei war die Kerze l_2 470 cm von dem Schirme *a* Fig. 2 entfernt.

Über die Wahrnehmbarkeit von Intensitätsdifferenzen bei Ruhe liegen zahlreiche Beobachtungen vor.

Wohl die ältesten Angaben stammen von Bouguer[1]), welcher auf eine gleichmässig erhellte Fläche den Schatten eines von einer zweiten Lichtquelle beleuchteten Gegenstandes fallen liess und feststellte, wie weit das zweite Licht entfernt sein muss, damit der Schatten gerade noch wahrgenommen werden kann. Er fand, dass der Schatten eben noch erkannt wurde, wenn der Intensitätsunterschied $^1/_{64}$ betrug.

Masson[2]), der die Helligkeitsunterschiede mit rotierenden Scheiben erzeugte, ermittelte bei gewöhnlichem Sehvermögen der Versuchsperson als erkennbare Unterschiede $^1/_{80}$—$^1/_{100}$; bei gutem Sehvermögen wurde ein Unterschied von $^1/_{120}$ und weniger wahrgenommen.

Arago[3]) ermittelte als Schwellenwerte für Ruhe in drei verschiedenen Versuchsreihen $^1/_{89}$, $^1/_{51}$ und $^1/_{71}$.

Helmholtz[4]) konnte an hellen Sonnentagen am Fenster bei Bewegungen des Blickes eine Helligkeit erkennen, die um $^1/_{150}$ geringer war als die der Umgebung; manchmal sogar erkannte er die um $^1/_{167}$ geringere Helligkeit.

Aubert[5]) fand, dass die Unterschiedsempfindlichkeit um so schlechter wird, je mehr die absolute Helligkeit abnimmt.

Mit diesen Angaben steht der von mir gefundene Schwellenwert für ruhende Flächen von $^1/_{62}$ nicht im Widerspruch. Die Abweichungen der mitgeteilten Ergebnisse unter sich dürfen uns nicht wundern. Sie beruhen sicher auf der Verschiedenheit der angewendeten Untersuchungsmethoden. Die Schwelle liegt bekanntlich viel tiefer, wenn die beiden zu vergleichenden Flächen hart

---

1) Bouguer, Traité d'Optique sur la gradation de la lumière. Publ. par Lacaille, Paris 1760. Zit. nach Helmholtz, Handb. d. physiol. Optik, III. Aufl., Bd. 2 S. 146 u. 170

2) A. Masson, Etudes de photométrie électrique. Annales de chimie et de physique Sér. 3 t. 14 p. 129 (151). 1845.

3) F. Arago, l. c. Bd. 10 S. 210.

4) H. v. Helmholtz, Handb. d. physiol. Optik, III. Aufl., Bd. 2 S. 150.

5) H. Aubert, Physiologie der Netzhaut S. 56. Breslau 1865.

zusammenstossen, als wenn sie durch eine andersartige Fläche voneinander getrennt sind. Weiterhin hat Aubert[1]) gefunden, dass die Unterschiedsempfindlichkeit um so schlechter wird, je mehr die absolute Helligkeit abnimmt. Auch der Adaptationszustand und die Grösse der verglichenen Fläche sind von nicht zu unterschätzendem Einfluss.

Über die Unterscheidungsfähigkeit bei Bewegung liegen nur wenige zahlenmässige Angaben vor. Nach Arago[2]) betrug die bei Bewegung eben wahrnehmbare Helligkeitsdifferenz in drei Versuchsreihen $^1/_{58}$, $^1/_{89}$ und $^1/_{131}$.

Volkmann[3]) fand als eben wahrnehmbaren Intensitätsunterschied $^1/_{100}$. Dass er diesen Wert nur dann erhielt, wenn der Schatten bewegt wurde, erwähnt Fechner[4]) ausdrücklich.

Nach Schneider[5]) verhält sich die Unterscheidungsfähigkeit bei Ruhe zu derjenigen bei Bewegung wie 84 : 160, resp. 69 : 140.

Einfluss der Streifenlänge.

Um die Versuche mit verschieden langen helleren Streifen unter sonst gleichen Bedingungen anstellen zu können, richtete ich besondere Abblendungsvorrichtungen her, die vor dem Spalt *g*, Fig. 2, angebracht werden können und so seine Länge verändern, während die Breite die gleiche bleibt. Diese Vorrichtung bestand in einem etwa 19 cm langen und 6 cm breiten schwarzen Kartonstück, in dessen Mitte ein 2 cm breites und 2 cm hohes Rechteck ausgeschnitten war. Aus einem zweiten gleich grossen Kartonstück wurde ein 2 cm breites, aber 4 cm hohes Rechteck ausgeschnitten, aus einem dritten Kartonblatt ein 6 cm hohes Rechteck. Wurde jetzt eines dieser Kartonstücke vor dem Spalt *g* befestigt, dann wurde er entsprechend der Höhe des Rechtecks verkürzt. So war ich in der Lage, Versuche anstellen zu können mit den Spaltlängen 2, 4, 6 und dem unverkürzten Spalt mit einer Länge von 15 cm. Die diesen Spalten entsprechenden Rechtecke auf dem Schirm waren 3, 6. 9 und 19 cm lang.

---

1) H. Aubert, Physiologie der Netzhaut S. 56. Breslau 1865.

2) F. Arago, l. c. S. 210.

3) G. Ch. Fechner, Elemente d. Psychophysik, III. Aufl., Bd. 1 S. 149. Breitkopf & Härtel, Leipzig 1907.

4) G. Ch. Fechner, l. c. S. 171.

5) G. H. Schneider, l. c. S. 397.

Bei allen mit verschieden langen Spalten ausgeführten Versuchen wurde festgestellt, bei welcher Beleuchtung der Spalt bei Ruhe während 3 Sekunden langer Fixation, und bei welcher er bei Bewegung erkannt wurde. Die Bewegung geschah immer in fünf vollen Pendelschwingungen.

Die gewonnenen Versuchsergebnisse lassen sich aus einem meiner Protokolle ersehen.

Versuch vom 26. April 1916. Versuchsperson A. B.

Anzahl der beobachteten Schwingungen 5.

Nr.	Spaltlänge cm	Entfernung des Lichtes l_2 cm	Sichtbarkeit
		A. Bewegung.	
1	2	373	ja
2	2	445	nein
3	2	400	nein
4	2	385	eben sichtbar
5	4	385	ja
6	4	400	ja
7	4	430	an der Grenze der Wahrnehmbarkeit
8	4	445	nein
9	4	443	nein
10	6	443	ja
11	6	500	nein
12	6	475	nein
13	6	455	ja
14	6	460	zweifelhaft
15	19	460	ja
16	19	500	zweifelhaft
17	19	490	ja
18	19	495	ja
19	19	497	ja, sehr wenig
		B. Ruhe.	
20	19	400	nein
21	19	375	nein
22	19	350	ja
23	19	340	ja
24	19	360	ja
25	19	370	nein
26	2	300	vielleicht
27	2	285	ja
28	2	290	nein
29	2	292	nein

Bemerkenswert ist, dass auch für das ruhende Feld sich ein grosser Unterschied nachweisen liess, je nachdem der helle Streifen lang oder kurz war.

Schon Aubert[1]) war es bekannt, dass grosse Flächen bei geringerem Helligkeitsunterschied erkannt werden als kleine. Simon[2]) fand bei Versuchen mit der Masson'schen Scheibe die grösste Unterschiedsempfindlichkeit bei einem Gesichtswinkel von 15 bis 30 Winkelminuten.

Die neuesten Arbeiten über den Einfluss der Objektgrösse — ich erwähne nur die von Piper[3]), Henius[4]), Fujita[5]) — beziehen sich auf Felder, die in absolut dunkler Umgebung mit einer bestimmten Intensität beleuchtet werden. Sie lassen sich deshalb nicht ohne weiteres mit meinen Ergebnissen vergleichen. Nach diesen Untersuchungen besteht allerdings der Einfluss der Objektgrösse an der Netzhautperipherie nur für Dunkeladaptation, während bei vollkommener Helladaptation im Gegenteil die Flächengrösse keine Rolle spielt. In diesem Zusammenhang sei hervorgehoben, dass sich eben auch bei meinen Versuchen das Auge nicht im Zustand vollständiger Helladaptation befand.

Uns interessiert an dieser Stelle viel mehr die Frage, wie sehr die Unterschiedsempfindlichkeit bei Bewegung von der Ausdehnung der bewegten Fläche beeinflusst wird. Darüber bestehen in der Literatur keine Angaben.

Aus dem oben wiedergegebenen Versuche geht hervor, dass ein bewegter langer Streifen besser gesehen wird als ein bewegter kurzer Streifen. So wurde der bewegte, 2 cm lange Spalt gerade noch erkannt, wenn das hinter dem Spalt stehende Licht 385 cm entfernt war oder wenn der Intensitätsunterschied des Streifens 0,01 betrug. Bei einem 6 cm langen Spalt brauchte der Intensitätsunterschied nur 0,008 und bei einer Spaltlänge von 19 cm nur 0,006 zu betragen.

---

1) H. Aubert, Physiologie der Netzhaut S. 86. E. Morgenstern, Breslau 1865.

2) R. Simon, Über die Wahrnehmung von Helligkeitsunterschieden. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 21 S. 433 (439). 1899.

3) H. Piper, Über die Abhängigkeit des Reizwertes leuchtender Objekte von ihrer Flächen- bzw. Winkelgrösse. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 32 S. 98. 1903.

4) K. Henius, Die Abhängigkeit der Lichtempfindlichkeit von der Flächengrösse des Reizobjektes unter den Bedingungen des Tagessehens und des Dämmerungssehens. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 43 S. 99. 1909.

5) T. Fujita, Versuche über die Lichtempfindlichkeit der Netzhautperipherie unter verschiedenen Umständen. Zeitschr. f. Sinnesphysiol Bd. 43 S. 243. 1909.

Das Ergebnis der Versuchsreihe lässt sich zusammenfassend wie folgt aussprechen:

Im Zustande der Bewegung wurde eine Fläche bei um so geringerem Intensitätsunterschied gegenüber der Umgebung wahrgenommen, je grösser die Ausdehnung der Fläche in der zur Bewegungsrichtung senkrechten Richtung war.

Wenn man sich deshalb zunächst bei langen Streifen ein Helligkeitsverhältnis aussucht, bei welchem das bewegte Feld gerade noch erkannt wird, also zum Beispiel eine solche Beleuchtung, dass die entferntere Kerze bei meinen Versuchen 450 cm vom Schirm entfernt ist, dann wird auch der bewegte Streifen um so undeutlicher, je kürzer er gemacht wird, und schliesslich bei einer Streifenlänge von 3 cm ist er verschwunden sowohl in Ruhe als auch in Bewegung[1]).

Einfluss der Streifenzahl.

Es schien mir nicht unwahrscheinlich, dass mehrere gleichzeitig bewegte Streifen bei geringerer Lichtstärke gesehen werden als nur ein einziger. An analogen Erscheinungen fehlt es ja im Gebiete der Gesichtsempfindungen nicht. So wird zum Beispiel das Bewegungsnachbild um so deutlicher, je mehr Streifen in der wirklich bewegten Fläche („dem Vorbild") vorhanden waren[2]).

Um hierüber experimentelle Untersuchungen ausführen zu können, ersetzte ich den Spalt *g*, Fig. 2, durch drei Spalten, welche alle 1 cm breit waren und in 1 cm Abstand parallel aus einem schwarzen Karton ausgeschnitten waren. Der Versuch wurde so ausgeführt, dass sich abwechselnd ein und drei Streifen bewegten.

Wider Erwarten ergab sich jedoch dabei kein Unterschied in der Helligkeitsschwelle. Es war vollständig gleichgültig, ob sich nur ein Streifen bewegte oder alle zugleich.

Einfluss der Wiederholung.

Um den Einfluss der Wiederholung auf die Wahrnehmbarkeit eines bewegten, kaum sichtbaren Feldes zu untersuchen, wurde der

---

1) Vgl. A. Basler, Über das Sehen von Bewegungen. Vortrag, gehalten im med.-naturwiss. Verein Tübingen am 7. Juli 1915. Ref. Münchener med. Wochenschr. 1915 S. 1256.

2) Vgl. A. Basler, Über das Sehen von Bewegungen. III. Mitt. Der Ablauf des Bewegungsnachbildes. Pflüger's Arch. Bd. 128 S. 145 (162). 1909.

Spalt bei den einzelnen Beobachtungen verschieden häufig hin und her bewegt. Alle andern Bedingungen blieben vollständig gleich, besonders auch die Geschwindigkeit, mit der der Spalt vorüberbewegt wurde.

Bei allen Versuchen dieser Reihe wurde das den Spalt tragende Pendel um 5 cm aus seiner Gleichgewichtslage gebracht und dann losgelassen. Nachdem das Pendel so viele Schwingungen gemacht hatte, als zur Beobachtung kommen sollten, wurde es angehalten.

Versuch vom 18. April 1916.

Nr.	Entfernung des Lichtes l_2 cm	Zahl der Schwingungen	Wahrnehmung
		A. Bewegung.	
1	460	1	ja
2	480	1	nein
3	480	5	ja
4	480	10	sehr deutlich
5	496	1	nein
6	496	5	sehr schwach
7	496	10	ja
8	502	1	nein
9	502	5	nein
10	502	10	nein
11	502	20	ja
		B. Ruhe.	
12	388	Fixation 3 Sek.	ja
13	300	Fixation 3 Sek.	ja
14	328	Fixation 3 Sek.	zweifelhaft

Bei diesem Versuch wurde eine Bewegung schon bei einmaliger Schwingung erkannt, wenn die Lichtquelle l_2 460 cm vom Schirm entfernt war. Betrug der Abstand 480 cm, wurde die Bewegung erst nach fünf Pendelschwingungen wahrgenommen, bei 496 cm Abstand nach zehn, und bei einem Abstand von 502 cm gar erst nach zwanzig Schwingungen des Pendels. Die Lichtintensität, um welche das bei einer einmaligen Pendelschwingung gerade erkannte Feld seine Umgebung übertrifft, verhielt sich, wie sich leicht berechnen lässt, zu derjenigen Intensität, bei welcher das hellere Feld nach zwanzig Pendelschwingungen erkannt wurde, wie 252 : 212. Als Dezimale ausgedrückt, ist dieser Quotient = 1,19. Der Unterschied war also bei diesem Versuche zwar nicht gross, aber er war immerhin vorhanden.

Damit bei länger dauernden Beobachtungen die Schwingungen des Spaltes nicht kleiner werden, musste das Pendel f, Fig. 2, zwangsläufig bewegt werden; dies geschah dadurch, dass es mit einer rotierenden Kymographiontrommel verbunden wurde. Die Art der Anordnung ist aus untenstehender Skizze zu ersehen.

An einer um ihre Achse drehbaren Scheibe s aus Holz ist ein Stäbchen z senkrecht eingebohrt, an dem die Schnur m befestigt ist. Das andere Ende dieser Schnur ist an dem Pendel f festgebunden. Die Scheibe s wird durch ein kräftiges Kymographionuhrwerk (in der Skizze nicht angedeutet) mit Hilfe der Transmission $t\,t$ in Bewegung versetzt. Bei der Drehung wird das Pendel f, je nach der Stellung

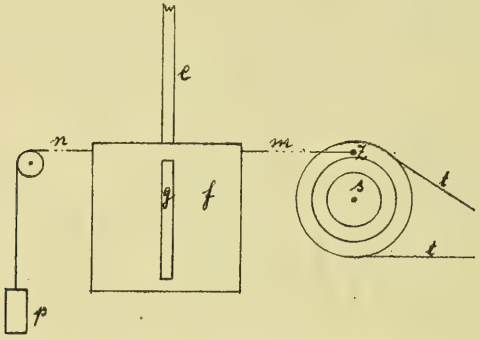


Fig. 3. Anordnung zur Erzielung zwangsläufiger Spaltverschiebungen.

des Stabes z, mitgezogen. Auf der andern Seite des Pendels ist als Gegenzug an der über eine Rolle laufenden Schnur n ein Gewicht p befestigt. Die Scheibe s kann mit verschiedener Geschwindigkeit gedreht werden. Dies lässt sich erreichen einmal dadurch, dass das Kymographionuhrwerk verschieden eingestellt werden kann, andererseits dadurch, dass die Transmission um verschiedene an der Scheibe s angebrachte Räder, deren jedes einen Schnurlauf besitzt, gelegt wird.

Obgleich das Pendel bei diesen Versuchen zwangsläufig bewegt wird, werden doch die Bewegungen nicht sehr verschieden von denjenigen eines freischwingenden Pendels. Denn dadurch, dass die Ablenkung des Pendels durch die kreisförmige Bewegung des Zapfens z bedingt wird, ist sie immer nahezu gleich dem Sinus eines der Zeit proportionalen Bogens. Mathematisch genau entsprechen die so entesthenden Bewegungen des Spaltes den freien Pendelschwingungen nicht, denn dazu müsste die Schnur m unendlich lang sein. Da je-

doch die Schnur in meinen Versuchen immerhin eine ansehnliche Länge besass, so kann man, ohne einen merklichen Fehler zu begehen, die Bewegungen des Spaltes als pendelförmige bezeichnen. In diesem Sinne wird auch im folgenden stets der Ausdruck Pendelschwingung gebraucht. Alles übrige blieb wie bei der früher beschriebenen Aufstellung. Mit der auf diese Weise verbesserten Anordnung wurden weitere Versuche über den Einfluss der Wiederholung ausgeführt.

Bei den bisherigen Versuchen wurden bei einer bestimmten Helligkeitsdifferenz zwischen Feld und Umgebung die gleichen Bewegungen ausgeführt, das eine Mal nur kurze Zeit hindurch, das andere Mal längere Zeit. Die Versuchsperson musste dann angeben, ob bei einer bestimmten Reihe der Streifen gesehen wurde oder nicht.

Um die Versuche rascher zu einem Abschluss zu bringen und eine bessere Übersicht zu erhalten, verfuhr ich in einer neuen Versuchsreihe in der Art, dass bei jedem Intensitätsverhältnis und bei jeder Beobachtung eine lange Reihe von Schwingungen dargeboten wurde. Die Versuchsperson musste, sobald der bewegte Streifen sichtbar wurde, ein Zeichen geben. So kam es vor, dass zum Beispiel bei einer bestimmten Belichtung der Streifen nach einer Schwingung gesehen wurde, bei einer andern erst nach drei usw.

Wenn der Spalt schon kurz nach Beginn der Beobachtung gesehen wurde, wurde im Protokoll vermerkt „nach einer halben Schwingung“, ohne dass dabei genauer untersucht wurde, in welcher Phase der Pendelbewegung die Wahrnehmung erfolgte.

Nachstehender Versuch dürfte die Verhältnisse am deutlichsten zeigen.

Versuch vom 16. Juni 1916.

40 Schwingungen in der Minute.

Nr.	Entfernung des Lichtes l_2 cm	Zahl der zum Erkennen notwendigen Schwingungen
1	300	0,5
2	400	0,5
3	500	3,0
4	527	4,5
5	550	5,0
6	575	7,5
7	600	9,0
8	630	23,0
9	620	12,0

Das Ergebnis dieses Abschnittes lässt sich in folgendem Satz zusammenfassen:

Eine bewegte Fläche wurde nicht nur bei geringerer Helligkeitsverschiedenheit von der Umgebung erkannt als eine ruhende, sondern bei lange fortgesetzter Bewegung wurde auch unter gleichen sonstigen Bedingungen eine in ihrer Intensität noch weniger abweichende Fläche gesehen als bei nur kurze Zeit hindurch fortgesetzten Bewegungen.

Dass es auch für die Netzhaut eine Summation unterschwelliger Reize gibt, wurde von Rutenburg[1]) beobachtet. Für Bewegungen wurde dieselbe bisher meines Wissens nicht nachgewiesen, doch scheint sie mir bei der Art, wie meine Versuche ausgeführt wurden, ganz verständlich zu sein. Denken wir uns, der Einfachheit halber, die Augen des Beobachters vollkommen ruhig gestellt, dann wandert das dem hellen Streifen entsprechende Netzhautbild in dem durch die Pendelbewegung bedingten Rhythmus über die Netzhaut hin und her. In jedem Zeitmoment werden dadurch bestimmte, in einer Reihe senkrecht übereinanderliegende Sehelemente gereizt. Etwas später wird eine danebenliegende Reihe erregt usw. Bei einer einmaligen Pendelschwingung wird jedes Netzhautelement zweimal in Erregung versetzt, bei n Schwingungen zwei-n-mal. Wenn durch Wiederholung die Erregung eines jeden einzelnen Elementes vergrössert wird (Rutenburg), dann wird natürlich auch die Gesamtempfindung verstärkt resp. überschwellig.

Dabei kann allerdings auch mitwirken, dass der Streifen, nachdem er sich längere Zeit bewegt hat, vom suchenden Auge leichter gefunden wird, indem sich das Auge auf ein bestimmtes Tempo einstellen kann. Dies wäre ein rein psychologisches Moment.

Einfluss der Geschwindigkeit.

Um den Einfluss der Geschwindigkeit zu untersuchen, bewegte ich den Spalt unter sonst gleichen Bedingungen mit verschiedener Geschwindigkeit hin und her.

Bei Ausführung dieser Versuche konnte ich mich leicht überzeugen, dass bis zu einer Geschwindigkeit von 40 Pendelschwingungen

1) D. Rutenburg, Netzhautreizung durch kurzdauernde Lichtblitze und Lichtlücken. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 48 S. 268 (279). 1914. — M. Gildemeister, Physiol. Zentralbl. Bd. 28 Nr. 12.

in 1 Minute die Schwelle mit zunehmender Geschwindigkeit abnahm. Grössere Geschwindigkeiten zu untersuchen, war mir leider nicht möglich.

Versuch vom 12. Juni 1916.

Zahl der beobachteten Schwingungen 5.

Nr.	Zahl der Schwingungen in 10 Sek. cm	Entfernung der Kerze l_2 cm	Wahrnehmung	Bemerkungen
1	1,0	300	ja	
2	1,0	400	gegen Schluss andeutungsweise	
3	1,0	385	gegen Schluss ja	Hauptsächlich in Mitte des Schirmes.
4	1,0	370	ja	
5	1,0	408	andeutungsweise	Erst bei der fünften Schwingung.
6	1,0	420	nein	
7	1,25	420	nein	
8	1,25	400	sehr gering	Nach längerer Zeit.
9	1,25	390	ja	
10	2,25	390	ja	
11	2,25	400	ja	
12	2,25	420	ja	
13	2,25	440	ja	Sehr schwach.
14	2,25	450	sehr wenig	Erst gegen Schluss.
15	2,25	460	nein	
16	4,0	455	nein	
17	4,0	440	ja	Erst am Schluss.
18	4,0	430	ja	
19	6,0	430	ja	
20	6,0	450	ja	
21	6,0	475	ja	
22	6,0	500	ja	
23	6,0	550	ja, sehr schwach	
24	6,0	580	nein	

Aus dem Versuche ersieht man, dass die Schwelle um so niedriger wurde, je schneller die Bewegung erfolgte.

Bei einer Geschwindigkeit von sechs Pendelschwingungen in 10 Sekunden wurde der Streifen erkannt, wenn die hinter dem Spalt stehende Kerze 550 cm entfernt war und somit das Intensitätsverhältnis zwischen bewegtem Streifen und Umgebung = rund $^1/_{200}$ war. Machte das Pendel nur eine volle Schwingung in 10 Sekunden, dann musste die Kerze l_2 sich in einer Entfernung von 408 cm befinden, damit der Strich gerade erkannt wurde. In diesem Falle betrug das Intensitätsverhältnis nahezu $^1/_{100}$. Eine schnellere Pendelbewegung als eine solche von sechs Schwingungen in 10 Sekunden

konnte ich aus technischen Gründen nicht herstellen. Wie gross der Einfluss der Geschwindigkeit ist, ersieht man auch daran, dass bei geringer Geschwindigkeit das bewegte Feld bei bestimmter Beleuchtungsintensität immer nur in der Mitte des Schirmes erkannt wird, d. h. dann, wenn der Streifen sich in derjenigen Phase der Pendelbewegung befand, wo die Geschwindigkeit am grössten war. (Vgl. Versuch auf S. 213, Nr. 3.)

Es mag — wenn es sich dabei vielleicht auch nur um eine rein äusserliche Beziehung handelt — daran erinnert werden, dass auch das Bewegungsnachbild viel deutlicher in Erscheinung tritt[1]), wenn die dasselbe verursachende Bewegung schneller erfolgt, als wenn sie langsam ist.

Einfluss der Amplitudengrösse der Streifenbewegungen.

Nach der bisherigen Kenntnis der Bewegungsempfindung schien es nicht ausgeschlossen, dass eine bewegliche Fläche leichter erkannt wird, wenn die Exkursion ihrer Bewegung grösser gemacht wird. Diese Versuchsreihe wurde so durchgeführt, dass das Pendel *f* in Fig. 2, welches sich bei diesen Beobachtungen wie bei den zuerst beschriebenen Versuchen frei bewegte, um einen bestimmten Betrag aus der Gleichgewichtslage gebracht und dann losgelassen wurde. Da nur fünf Pendelschwingungen zu jeder einzelnen Beobachtung gebraucht wurden, so kann man annehmen, dass dabei die Amplitude sich kaum änderte.

Bei diesen Versuchen ergab sich tatsächlich eine Abhängigkeit der Schwellen von der Grösse der Amplitude, wie aus folgendem Protokoll (s. S. 215) zu ersehen ist.

Bei einer Amplitude von 2 cm erkannte ich das hellere Feld, wenn das den Spalt beleuchtende Licht 570 cm von dem Schirm entfernt war, bei einer Amplitude von 4 cm durfte die Entfernung 600 cm betragen und bei 6 cm Amplitude 625. Dabei betrug das Verhältnis der Beleuchtung des helleren Feldes zu der der Umgebung 49, 44 und 41 Tausendstel.

Allzuviel Bedeutung möchte ich jedoch diesem Versuche schon wegen der Geringfügigkeit der Unterschiede nicht beimessen.

---

1) A. Basler, Über das Sehen von Bewegungen. III. Mitt. Der Ablauf des Bewegungsnachbildes. Pflüger's Arch. Bd. 128 S. 145 (164). 1909.

Versuch vom 20. Mai 1916.

Zahl der beobachteten Schwingungen 5.

Nr.	Amplitude cm	Entfernung des Lichtes l_2 cm	Sichtbarkeit
1	2	360	ja
2	2	400	ja
3	2	500	ja
4	2	526	ja
5	2	560	ja, an der Grenze der Sichtbarkeit
6	2	570	ja, sehr schwach
7	2	600	nein
8	4	600	sehr schwach
9	4	612	nein
10	6	612	andeutungsweise
11	6	638	nein
12	6	625	am Schluss andeutungsweise
13	10	625	ein wenig

II. Versuche bei Tageslicht.

Die bisherigen Beobachtungen wurden in einem Zimmer ausgeführt, dessen ganze Beleuchtung nur von zwei Paraffinkerzen herrührte, also stark herabgesetzt war. Es erschien daher wünschenswert, die Versuche bei grösserer Helligkeit und dementsprechend anderem Adaptationszustand zu wiederholen.

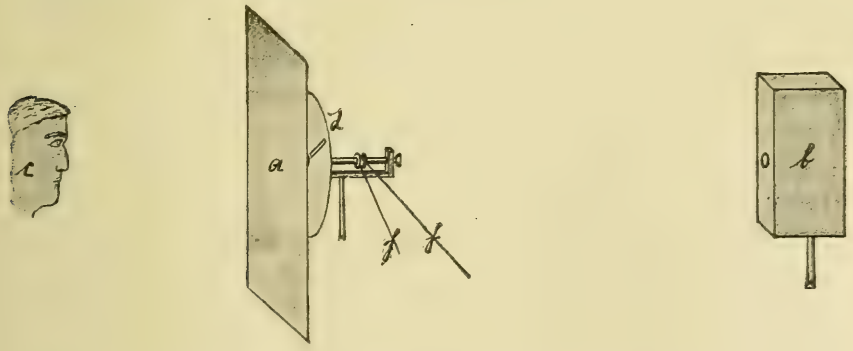


Fig. 4. Aufstellung für Untersuchungen bei Tageslicht.

Zu diesem Zwecke wurde die im folgenden beschriebene Anordnung zusammengestellt. In einem von diffusem Tageslicht erhellten Zimmer war ein mit durchscheinendem weissen Papier überzogener Rahmen *a* aufgestellt. Dicht hinter diesem befand sich die undurchsichtige Wand mit dem Spalt, der wie immer 10 mm weit

war. Der Spalt wurde von hinten her durch die Lichtquelle *b* beleuchtet und erschien dadurch dem auf der anderen Seite des Schirmes sitzenden Beobachter *c* als heller Streifen auf dem durchscheinenden Schirm.

Die Lichtquelle *b* bestand aus einer Osram-Azo-Lampe von 150 Kerzen, die mit einem Gehäuse aus schwarzem Karton umgeben war. In der dem Spalt zugekehrten Wand des Gehäuses befand sich ein kreisrunder Ausschnitt von 2 cm Durchmesser. Derselbe wurde mit Papier überklebt, so dass er bei brennender Lampe als helleuchtende Fläche erschien. Vor diesem wurde bei den meisten Versuchen noch ein Blatt schwarzen Kartons befestigt, in welchem ein senkrechter, 2 cm langer und 0,5 cm breiter Spalt eingeschnitten war.

Die Lichtquelle stand auf einem besonderen Tisch, durch dessen Annäherung an den Schirm die Intensität der Streifenbeleuchtung grösser wurde, während durch Entfernung des Tisches die Streifen dunkler und deshalb weniger sichtbar wurden. Bei Ausführung dieser Versuche ist es nicht möglich, den Helligkeitsüberschuss des helleren Feldes in Prozenten der Gesamthelligkeit auszudrücken, wie dies bei den früheren Versuchen möglich war. Unter Beibehaltung der auf S. 202 angegebenen Bezeichnungen lässt sich das Gesagte in der Form ausdrücken: Das Intensitätsverhältnis $J_1 : (J_1 + J_2)$ ist nicht bekannt. Aber — und darauf kommt es hier hauptsächlich an — es lässt sich angeben, um wieviel bei gleichbleibender Helligkeit J_1 die Beleuchtungsintensität J_2 prozentual zu- oder abnimmt.

Um im Gegensatz zu den Pendelversuchen eine gleichförmige Bewegung des hellen Streifens zu erhalten, war die den Spalt tragende Platte *g* in Fig. 2 durch eine Pappscheibe *d* ersetzt, (vgl. Fig. 4) in die vier radiäre Spalten von 70 mm Länge und 10 mm Breite eingeschnitten waren. Diese Scheibe war an einer Achse befestigt, die durch ein Kymographionuhrwerk (auf der Skizze nicht dargestellt) mittels der Transmission *ff* in Rotation versetzt werden konnte. Durch verschiedene Einstellung des Kymographionuhrwerkes liess sich die Geschwindigkeit der Scheibenbewegung weitgehend verändern.

Durch eine zunächst ausgeführte orientierende Versuchsreihe überzeugte ich mich, dass auch bei der neuen Anordnung ein bewegter Streifen bei viel geringerer Helligkeit gesehen werden konnte als ein feststehender.

Einfluss der Geschwindigkeit.

Mit dieser Einrichtung wurde hauptsächlich der Einfluss der Geschwindigkeit der Streifenbewegung untersucht. Zunächst wurde ermittelt, bei welchem Abstand der Lichtquelle die Streifen, solange sie sich in Ruhe befinden, eben noch gesehen werden; hierauf stellte ich fest, wie weit die Lichtquelle entfernt werden darf, damit bei den verschieden schnellen Bewegungen gerade noch die bewegten Streifen gesehen werden.

Das Ergebnis eines meiner Versuche sei in Tabellenform wiedergegeben.

In dieser Tabelle findet sich in der ersten senkrechten Reihe verzeichnet, wie oft sich die Scheibe in 10 Sekunden drehte. Die zweite Kolumne gibt die Grösse des in 1 Sekunde zurückgelegten Winkels in Graden an. Die dritte senkrechte Reihe enthält die Entfernungen der Lichtquelle, bei denen die durch die Spalten bedingten Streifen gerade noch gesehen werden, und schliesslich ist in der letzten senkrechten Reihe die Helligkeit der eben noch sichtbaren Streifen angegeben. Bei Berechnung der Helligkeiten wurde diejenige, bei der die Lichtquelle 2 m entfernt war, = 1 gesetzt.

Versuch vom 12. Juni 1916.

Zahl der Umdrehungen in 10 Sekunden	Winkelgeschwindigkeit	Entfernung der Lichtquelle	Helligkeit
a) in Ruhe.			
—	—	93	4,6
b) bei Bewegung.			
1/8	4,5°	115	3,0
5/8	22,5°	123	2,6
1 5/8	58,5°	140	2,0
2 1/2	90,0°	165	1,5
11	396,0°	170	1,4

Bei der Geschwindigkeit von 396° trat schon Flimmern ein. Ohne Zweifel war also auch bei vollem Tageslicht die Schwelle für das Erkennen der Streifen um so kleiner, je schneller die Bewegung erfolgte.

Einfluss der Streifenlänge.

Wie auf S. 208 erwähnt, wurde bei herabgesetzter Beleuchtung die Bewegung eines Streifens um so leichter erkannt, je grösser

seine Ausdehnung in der zur Bewegung senkrechten Richtung war. Es schien nun interessant, festzustellen, ob diese Beziehung auch bei vollständiger Helladaptation vorhanden ist. Zu diesem Zwecke wurde zwischen dem Schirm *a* in Fig. 4 und der die Spalten tragenden Scheibe *d* ein undurchsichtiger Karton aufgestellt, in welchem ein 10 cm hohes und 14 cm breites Rechteck ausgeschnitten war, das vor die untere Hälfte der Scheibe zu liegen kam. Der obere und untere Rand des Ausschnittes bildete die Begrenzung für die Streifen. Durch Verkleinerung des Ausschnittes in der Höhendimension mit geeignet geformten Stücken schwarzen Kartons konnte die Länge der auf dem Schirm sichtbaren Streifen beliebig geändert werden.

Bei Ausführung der Versuche ergab sich, dass auch bei hellem Tageslicht ein langer Streifen bei geringerer Helligkeit wahrgenommen wurde als ein kurzer, doch war der Unterschied nicht so gross wie im verdunkelten Zimmer.

So erkannte ich zum Beispiel einen bewegten Streifen

von 10 cm Höhe bei 136 cm Abstand der Lichtquelle, also einer Beleuchtung von 2,16;

von 4,5 cm Höhe bei 132 cm Abstand der Lichtquelle, also einer Beleuchtung von 2,29;

von 1,5 cm Höhe bei 109 cm Abstand der Lichtquelle, also einer Beleuchtung von 3,37.

Einfluss der Lage des Netzhautbildes.

Mit der gleichen Methode suchte ich auch den Einfluss des peripheren Sehens auf das Erkennen bewegter Objekte zu untersuchen. Zu diesem Zweck musste der grösste Teil des durchscheinenden Schirmes, auf dem die hellen Streifen erschienen, abgeblendet und eine Öffnung von solcher Grösse freigelassen werden, dass die durch dieselbe gesehenen Objekte sich nur auf der Macula lutea abbildeten.

Nach anatomischen Messungen ist die Macula $^1/_3$ mm breit und $^1/_5$ mm hoch. Ein 50 cm vom Auge entferntes Feld müsste also ungefähr 11 mm breit und $6^1/_2$ mm hoch sein, wenn es sich gerade auf dem gelben Fleck abbilden soll. Da die Versuche mit solch kleinem Feld schwer herzustellen sind, wurden die Beobachtungen auf 1 m Entfernung ausgeführt. Der Schirm wurde mit einem Kartonblatt überdeckt, an dem ein elliptisches, 13 mm hohes und 22 mm breites Loch angebracht war. Die Scheibe machte bei diesen

Versuchen stets in 10 Sekunden $1^1/_2$ volle Drehungen, und somit bewegte sich jeder Streifen in der Sekunde um 54 Winkelgrade.

Zunächst wurde auch wieder die Schwelle für den ruhenden Streifen ermittelt, dann für den bewegten, und zwar sowohl bei Fixation des Mittelpunktes des Ausschnittes wie bei Fixation eines 10 cm rechts davon liegenden Punktes und bei Fixation eines 10 cm darüber liegenden.

Die Entfernungen, bei denen der Spalt unter den verschiedenen Bedingungen eben sichtbar wurde, sind aus folgender Tabelle zu entnehmen.

Lage des Fixationspunktes	Entfernung der Lichtquelle bei		Helligkeit
	Ruhe	Bewegung	
Zentrum	90	—	4,9
Zentrum	—	125	2,5
10 cm = 5° rechts. . .	nicht zu ermitteln	—	—
10 cm = 5° rechts. . .	—	75	7,1
10 cm = 5° oben . . .	nicht zu ermitteln	—	—
10 cm = 5° oben . . .	—	86	5,4

Bei Ruhe konnte der Streifen im indirekten Sehen nicht erkannt werden. Dazu war der Intensitätsunterschied nicht ausreichend. Deshalb wurde bei einer weiteren Versuchsreihe die der Lichtquelle vorgesetzte Blende entfernt, so dass das Licht jetzt aus der runden, 2 cm weiten Öffnung ausstrahlte. Die Ergebnisse dieses Versuches waren die folgenden:

Lage des Fixationspunktes	Entfernung der Lichtquelle bei		Entsprechende Helligkeiten	
	Ruhe	Bewegung	Ruhe	Bewegung
Zentrum	200	nicht zu ermitteln	1,0	—
10 cm = 5° rechts .	58	170	11,9	1,4
10 cm = 5° oben. .	60	150	11,1	1,7

Wie aus diesen Versuchen zu entnehmen ist, wurde die Bewegung im indirekten Sehen erst bei wesentlich grösserer Lichtstärke erkannt als im Zentrum des Gesichtsfeldes. Ein Vergleich von Ruhe und Bewegung dagegen fällt ganz entschieden zugunsten der Netzhautperipherie aus.

Im direkten Sehen war zum Beispiel im vorliegenden Falle die Helligkeitsschwelle für Ruhe ungefähr doppelt so gross wie bei

Bewegung. Das Verhältnis der Helligkeiten war gleich 4,9 : 2,5 (vgl. obere Tabelle auf S. 219). Im indirekten Sehen verhielten sich die Helligkeitsschwellen für Ruhe und Bewegung wie 11,9 : 1,4; dabei betrug die Abweichung vom Fixationspunkt 5 Winkelgrade (vgl. untere Tabelle auf S. 219).

Schneider[1]) führte Beobachtungen bei seitlicher Fixation von 36° aus und fand dabei das Verhältnis der Schwellen bei Bewegung und Ruhe 1,89 : 6,03. Er betrachtet aber selbst die gewonnenen Ergebnisse wegen der Grösse der Exzentrizität als sehr unsicher.

III. Versuch einer Erklärung.

Über die Ursache der an sich merkwürdigen Erscheinung, dass bewegte Helligkeitsdifferenzen leichter erkannt wurden als ruhende, wurden schon häufig Erwägungen angestellt.

Fechner[2]) gibt folgende Erklärung, wobei er jedoch ausdrücklich bemerkt, dass es sich nur um eine „vermutungsweise" handelt: Wie eine Vergleichung von zwei Gewichten mittels des Tastgefühls genauer wird, wenn man die beiden Gewichte nacheinander auf die gleiche Hautstelle bringt, als wenn sie nebeneinandergelegt werden, so kann auch das Auge einen Unterschied besser „sukzessiv" mit denselben Augenteilen als simultan mit verschiedenen auffassen.

Schneider[3]) sucht — wenn ich seine schwer verständlichen Auseinandersetungen richtig begreife — das bessere Erkennen eines bewegten Streifens auf die gleichzeitige sukzessive und simultane Vergleichsmöglichkeit zurückzuführen.

Einen weiteren Erklärungsversuch macht Stern[4]), den er selbst recht hypothetisch nennt. Er schreibt wörtlich:

„Die grössere Unterschiedsempfindlichkeit steht zunächst in einem seltsamen Gegensatz zu der sonst hinreichend erwiesenen Tatsache, dass sukzessive Helligkeitsdifferenzen ein und derselben

---

1) G. H. Schneider, l. c. S. 398.

2) G. Th. Fechner, Elemente der Psychophysik, III. Aufl., Bd. 1 S. 173. Leipzig 1907.

3) G. H. Schneider, l. c. S. 401.

4) W. Stern, Die Wahrnehmung von Bewegungen vermittelst des Auges. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 7 S. 321 (360). 1894.

Netzhautstelle weniger fein unterschieden werden als simultane benachbarter Gebiete; denn bei Bewegungen werden jene, im Ruhezustand diese erzeugt. Daher scheint unser Phänomen nur dann erklärlich, wenn wir uns wiederum der Hypothese bedienen, dass wir bei Helligkeitsänderungen von gewisser Geschwindigkeit gar nicht die einzelnen Helligkeitsmomente gesondert, vielmehr den Übergang selbst durch einen spezifischen Empfindungsakt wahrnehmen. Dann wäre es denkbar, dass die Empfindungen der sich ändernden und der sich gleichbleibenden Reizung verschiedene Schwellen hätten; so könnten zum Beispiel zwei nebeneinander bestehende konstante Helligkeiten sich dann eben merklich unterscheiden, wenn ihre Intensitäten bezüglich a und $a + n$ betragen, während die Übergangsempfindung (und mit ihr der Bewegungseindruck) schon dadurch ausgelöst wird, wenn ein Reiz a sich annähernd momentan in den Reiz $a + (n - m)$ verwandelt.

Dass die ‚Übergangsempfindung' feiner sein könnte als die Unterschiedsempfindlichkeit für konstante Helligkeiten, ist evolutionistisch sehr wohl denkbar."

Die am nächsten liegende Annahme, dass eine Fläche, die man bei Bewegung eben noch erkennt, in der Ruhe deshalb nicht gesehen werden kann, weil die von ihr erregten Netzhautteile bald ermüden, wird von allen Erklärern verworfen.

Da die bisherigen Erklärungen nur wenig befriedigen, sei an dieser Stelle eine neue Erklärung versucht und begründet.

Es besteht ein allgemeines Gesetz, das sich, wie ich fest überzeugt bin, für die gesamten Erregungserscheinungen wird nachweisen lassen, das Gesetz nämlich, dass ein Reiz um so wirksamer wird, je schneller er ansteigt[1]). So können wir von vornherein sagen, dass ein Feld, welches dauernd beleuchtet ist, erst bei einem höheren Grad des Beleuchtungsunterschiedes zwischen ihm und der Umgebung erkannt wird als ein plötzlich beleuchtetes.

Soll der Versuch gemacht werden, durch diese Tatsache das leichtere Erkennen des Streifens bei Bewegung zu erklären, dann müssen wir erst feststellen, wie schnell bei der Bewegung in jedem

---

1) Ich weiss sehr wohl, dass die allgemeine Giltigkeit dieses Gesetzes vielfach angezweifelt wird, vgl. dazu übrigens M. Gildemeister, Über einige Analogien zwischen den Wirkungen optischer und elektrischer Reize. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 48 S. 252 (254). 1914.

einzelnen Sehelement der Reiz ansteigt. Dabei lassen sich natürlich nur ganz grobe zahlenmässige Angaben machen, die sowohl nach oben wie auch nach unten eine grosse Fehlerbreite besitzen müssen.

Bei den bisher beschriebenen Versuchen wiederholte sich bei jeder einzelnen Beobachtung die Bewegung mehrmals, wobei also die Wahrnehmung durch Summation unterschwelliger Reize hervorgerufen sein kann. Deshalb musste zunächst die Schwelle für eine einmalige Bewegung untersucht werden. Bei Ausführung solcher Versuche nach der Art der oben beschriebenen, bei herabgesetzter Beleuchtung und bei Bewegung des Spaltes um eine halbe Pendelschwingung, wurde einmal ein Feld gerade noch erkannt bei 420 cm Lichtabstand. Dabei legte der Streifen auf dem Schirm *a*, Fig. 2 S. 201, einen Weg von 10 cm in 1,5 Sekunden zurück.

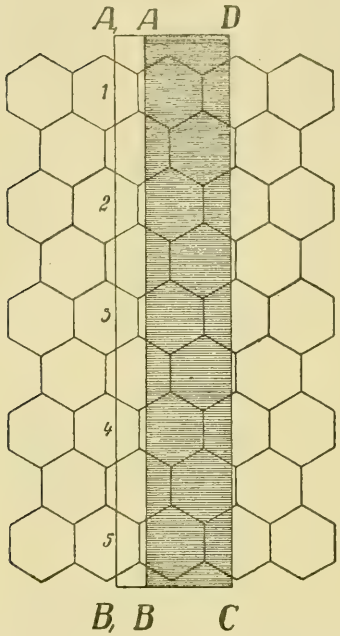


Fig. 5. Schematische Darstellung des Netzhautbildes des bewegten Feldes.

Die Bewegung geschieht am Anfang und Ende mit geringer, in der Mitte mit grosser Geschwindigkeit. Der Einfachheit halber sei aber angenommen, es handle sich um eine gleichmässige Bewegung. Das Netzhautbild legt während der Streifenbewegung einen Weg von ungefähr 3 mm zurück. Während dem Fortschreiten des Streifens werden an dessen vorderem Ende immer mehr Sehelemente in den beleuchteten Bezirk einbezogen, was sich am besten an der Hand einer früher von mir veröffentlichten[1]) Skizze zeigen lässt, in welcher die Sehelemente als Sechsecke dargestellt sind. Sie ist obenstehend wiedergegeben.

Die schraffierte Fläche *A B C D* bedeute das Netzhautbild des helleren Streifens, welches, wie aus der Figur ersichtlich, eine Reihe von Sehelementen bedeckt. Nach einer bestimmten, von der Ge-

1) A. Basler, Über das Sehen von Bewegungen. I. Mitt. Die Wahrnehmung kleinster Bewegungen. Pflüger's Arch. Bd. 115 S. 582 (590). 1906.

schwindigkeit der Bewegung abhängigen Zeit hat sich der vordere Rand $A\,B$ nach $A_1\,B_1$ verschoben.

Wir haben allen Grund, anzunehmen, dass die Sehelemente der Macula lutea mit den Zapfen zusammenfallen, mithin beträgt der Querschnitt eines solchen 3 μ. Da das Netzhautbild in 1,5 Sekunden eine Strecke von 3 mm zurücklegt, werden $^{3}/_{1000}$ mm in $^{1,5}/_{1000}$ Sekunden zurückgelegt, das ist in 0,0015 Sekunden. Für das einzelne Sehelement erfolgt also bei dieser Geschwindigkeit die Zunahme der Belichtung in 0,0015 Sekunden. Mein Gedankengang war jetzt folgender: Gelingt es zu zeigen, dass eine Erregung der Netzhaut, welche mit einer Geschwindigkeit von 0,0015 Sekunden von 0 bis zu ihrer vollen Höhe ansteigt, unter sonst gleichen Verhältnissen erkannt wird, dann ist der Beweis erbracht, dass die geringere Schwelle für bewegte Objekte lediglich auf der schnellen Zunahme des Lichtes beruht.

Abhängigkeit der Empfindungsschwelle von der Schnelligkeit der Lichtzunahme.

Da es technisch nicht ganz leicht ist, unter den eben beschriebenen Versuchsbedingungen die Lichtstärke mit messbarer Geschwindigkeit ansteigen zu lassen, so bediente ich mich der auf S. 215 beschriebenen, entsprechend modifizierten Aufstellung. Die Versuche sind allerdings wegen der Kürze der Zeit und der Unzulänglichkeit der flüchtig beschafften Mittel nicht erschöpfend. An der erwähnten Versuchsanordnung musste nur noch eine Einrichtung vorhanden sein, die es ermöglichte, die Lichtquelle beliebig schnell auf den hinter dem Schirm a, Fig. 4, befindlichen Spalt einwirken zu lassen.

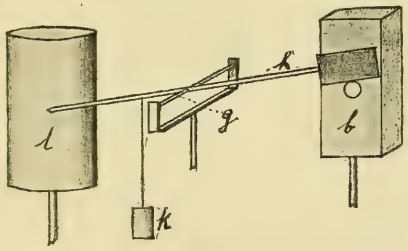


Fig. 6. Einrichtung zur schnellen Vergrösserung der Lichtintensität.

Diese Einrichtung bestand in einem um eine Achse g drehbaren, 60 cm langen Holzstäbchen h, an dessen einem Ende ein rechteckiges Kartonstück (dunkel gezeichnet) befestigt war. Das Stäbchen wurde mit seiner Achse so aufgestellt, dass bei horizontaler Stellung des Stäbchens h das Kartonstück gerade die Öffnung in dem Lampenkasten b vollständig

verschliesst. An dem gegenüberliegenden Stäbchenende war ein Gewicht k angebunden, das die Tendenz hatte, das Kartonstück über die Öffnung zu heben. Ausserdem war an diesem Ende das Stäbchen mit einer Schreibspitze versehen, welche die Bewegung auf die rotierende Trommel l aufzeichnete. Die Geschwindigkeit, mit welcher das Stäbchen sich drehte, und somit die Geschwindigkeit, mit der die Intensität der Beleuchtung zunahm, war abhängig von der Grösse des angehängten Gewichtes k. Wie aus den aufgezeichneten Kurven hervorging, erfolgte die Bewegung in dem in Betracht kommenden Bezirke ziemlich genau der Zeit proportional.

Bei jedem Versuch wurde auch ermittelt, wie gross die eben wahrnehmbare Lichtintensität eines mit bestimmter Geschwindigkeit gleichförmig bewegten Streifens war. Zu diesem Zweck wurde die den Spalt tragende Wand mit einem Kymographion verbunden, ähnlich wie es in Fig. 3 dargestellt ist. Die Geschwindigkeit blieb immer dieselbe. Sie betrug 50 mm in 10 Sekunden, demnach dauerte die Verschiebung des Netzhautbildes um 3 μ, d. h. eine Zapfenbreite, 0,02 Sekunden.

Die Ergebnisse eines meiner Versuche sind in folgender Tabelle zusammengestellt:

I.	II.	III.	IV.	V.
			Bewegung des Hebels durch ein Gewicht von	
	Ruhe	Bewegung, bei der eine Zapfenbreite in 0,02 Sek. zurückgelegt wurde	20 g in 1/5 Sek. mm	100 g in 1/5 Sek. mm
Zunahme der Lichtintensität in 1/5 Sekunde . . .	—	—	42	180
Entfernung der Lichtquelle, bei der eben Empfindung auftrat	76	106	90	103
Verhältnis der Helligkeiten	6,9	3,5	4,9	3,7

In der mit II bezeichneten senkrechten Reihe bedeutet die obere Zahl den Abstand der Lichtquelle, bei dem der unbewegliche Streifen gerade erkannt wurde. Die darunter stehende Zahl gibt die zugehörige Helligkeit des Streifens an. In der III. Kolumne sind die gleichen Werte für den bewegten Streifen angegeben. Die IV. senkrechte Reihe enthält die entsprechenden Zahlen für einen unbeweglichen

Spalt, bei dem aber die Beleuchtung unter der Einwirkung eines an dem Hebel *h*, Fig. 6, angehängten 20 g schweren Gewichtes erfolgte. Bei der Reihe V fand die Beleuchtung mit einem 100 g schweren Gewicht statt.

Zu der IV. und V. Reihe ist noch zu bemerken, dass sich das Ende des Stäbchens um 42 mm in 1/5 Sekunde bewegte, wenn das angehängte Gewicht 20 g schwer war; um 180 mm in der gleichen Zeit bei einem angehängten Gewicht von 100 g. Da der an der Vorderseite der Lichtquelle angebrachte Spalt 20 mm hoch war, so dauerte es in der Reihe IV bei einem angehängten Gewicht von 20 g ungefähr 0,1 Sekunde, bis die Beleuchtung des beobachteten Feldes die volle Höhe erreicht hatte. Bei einem Gewicht von 100 g dauerte es nur 0,022 Sekunden.

Aus der Tabelle ist zu ersehen, dass man tatsächlich bei rascher Belichtung einen Streifen noch sehen konnte, der vollständig unbeweglich oder gleichbleibend nicht erkannt wurde (Reihe II und IV), und dass die Schwelle um so geringer wurde, je schneller die Lichtintensität des beleuchteten Feldes vom Wert 0 bis zur vollen Höhe anstieg (Reihe IV und V). Weit interessanter ist der Vergleich des bei der schnellsten Öffnung der Lichtquelle gefundenen Wertes (Reihe V) mit dem bei Bewegung ermittelten (Reihe III). In beiden Fällen erreichte die Beleuchtung jedes einzelnen Sehelements ihr Maximum nach 0,02 Sekunden. Wie aus der Tabelle hervorgeht, wurde der bewegte Streifen zwar bei etwas geringerer Lichtintensität erkannt als der schnell entstehende, aber trotzdem ist die Übereinstimmung auffallend.

Die Ursache, weshalb die Schwelle für das Erkennen eines bewegten Feldes kleiner ist, stelle ich mir — um es nochmals zu wiederholen — so vor:

Dadurch, dass bei der Bewegung stets neue Teile der Netzhaut betroffen werden, steigt für jedes einzelne Sehelement der Reiz steil an, was eine stärkere Erregung zur Folge hat. Allerdings hören diese Reize bald nach ihrem Entstehen wieder zu wirken auf, denn schwache optische Reize scheinen kurz nach ihrem Zustandekommen wieder zu verschwinden[1]). Diese Tatsache ist erst seit kurzem bekannt, und so ist es begreiflich, dass

1) M. Gildemeister, Über einige Analogien zwischen den Wirkungen optischer und elektrischer Reize. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 48 S. 252 (253).

Schneider[1]) und Stern[2]) wegen der in Betracht kommenden geringen Helligkeitsunterschiede der „Ermüdung" keine Bedeutung beilegen.

Das Nachlassen der Reizwirkung in einer bestimmten Gruppe von Elementen während der Bewegung ändert jedoch an dem Erfolg nichts, denn inzwischen ist das Netzhautbild schon wieder auf frische Elemente gewandert, die von neuem kurze Zeit hindurch erregt werden. Anders ist es bei einem unbeweglichen Feld; ein solches wird wegen der kurzen Dauer schwacher optischer Reize bald unsichtbar.

Hier lässt sich allerdings eine Frage aufwerfen, die nicht so leicht zu beantworten ist: Jeder optische Reiz muss einmal zu wirken anfangen, und sei es auch nur dadurch, dass der Blick von der Umgebung auf das als Reiz wirkende hellere Feld wandert. Warum bedingt dann das erste Erblicken des Striches nicht ein Aufblitzen? Diese Frage hängt unmittelbar mit einer anderen zusammen, nämlich der, woher es rührt, dass wir mit bewegten Augen nicht ebenso leicht einen Intensitätsunterschied erkennen, wie wenn das Objekt sich bewegt. Die Beantwortung dieser beiden Fragen soll einer späteren Untersuchung vorbehalten bleiben.

Zusammenfassung der Versuchsergebnisse.

1. Ein helles, 1,5 cm breites streifenförmiges Feld, auf etwas dunklerem Grunde wurde im Zustand der Bewegung von dem mässig dunkeladaptierten Auge bei einem erheblich geringeren Intensitätsunterschied zwischen ihm und der Umgebung erkannt als im Zustand der Ruhe. Unter günstigen Bedingungen wurde das bewegte Feld bei nur halb so grosser Helligkeit wahrgenommen als das ruhende.

2. Die Unterscheidungsschwelle für den bewegten Streifen war um so kleiner, je länger er war und je schneller die Bewegung erfolgte.

3. Wenn sich die Beobachtung über eine grössere Anzahl sich periodisch wiederholender Bewegungen erstreckte, war das Feld ebenfalls besser wahrzunehmen als bei nur einmaliger Bewegung. Daraus scheint hervorzugehen, dass es auch für Bewegungen eine Summation unterschwelliger Reize gibt.

---

1) G. H. Schneider, l. c. S. 401.
2) W. Stern, l. c. S. 316.

4. Es konnte kein Unterschied der Schwelle festgestellt werden, je nachdem nur ein einziger oder mehrere in gleichen Abständen nebeneinander verlaufende Streifen bewegt wurden.

5. Auch bei Tageslicht und vollkommener Helladaptation war die Schwelle für die Unterscheidung eines bewegten Feldes viel kleiner als die für ein ruhendes. Sie wurde auch hier um so kleiner, je schneller die Bewegung erfolgte und je länger der bewegte Streifen war.

6. Bei einer Exzentrizität von 5 ° gegenüber der Blickrichtung wurde das bewegte Feld erst bei einer grösseren Lichtintensität erkannt als bei Fixation. Der Unterschied im Erkennen eines ruhenden und eines bewegten Streifens war jedoch an der Peripherie des Gesichtsfeldes viel grösser als im direkten Sehen.

7. Auch ein schnell beleuchteter unbeweglicher Streifen wurde bei geringerer Helligkeit erkannt als ein unbeweglicher, gleichbleibender, und zwar war die Schwelle um so geringer, je schneller die Helligkeit vom Wert 0 bis zu ihrer vollen Grösse wuchs.

8. Bei einem Versuch wurde das unbewegliche Feld eben wahrgenommen, wenn sein Helligkeitsüberschuss gegenüber der Umgebung vom Wert 0 aus in 0,02 Sekunden, die Helligkeit von 3,7 Einheiten erreicht hatte.

9. Unter den gleichen Bedingungen wurde ein bewegter Streifen bei einer Geschwindigkeit von 5 mm in 1 Sekunde eben erkannt, wenn sein Helligkeitsüberschuss 3,5 Einheiten betrug. Bei dieser Geschwindigkeit dauerte die Verschiebung des Netzhautbildes um einen vollen Zapfendurchmesser ebenfalls 0,02 Sekunden.

10. Aus den unter Nr. 8 und 9 mitgeteilten Ergebnissen lässt sich der Schluss ziehen, dass das schnelle Ansteigen des Reizes bei der leichteren Wahrnehmung bewegter Objekte eine grosse Rolle spielt.

Über eine neue Methode zur mikroskopischen Untersuchung innerer Organe des lebenden Tieres im durchfallenden Licht nebst dem Versuch einer Theorie der das Licht leitenden Glasstäbe.

Von

Professor Dr. **Adolf Basler,**
Assistent am physiologischen Institut Tübingen.

(Mit 11 Textfiguren.)

Seit der Erfindung des Mikroskopes hat man sich bemüht, den Blutkreislauf in inneren Organen zu beobachten. Naturgemäss wurden dabei immer die durchsichtigen Körperteile, wie das Mesenterium, die Lunge usw., bevorzugt. Schon Malpighi[1]) beschreibt die mikroskopische Untersuchung des Blutkreislaufes in der Lunge, dem Mesenterium und den grösseren Bauchvenen des Frosches.

Diese Untersuchungen wurden bis auf den heutigen Tag fortgesetzt[2]), sie haben aber den Nachteil, dass beim Herauslegen der untersuchten Organe fast immer unvermeidliche Zerrungen und Knickungen der Gefässe stattfinden, so dass man keinen normalen Blutstrom mehr vor sich hat. Ausserdem gelingt die Beobachtung nur bei solchen Organen, welche sehr beweglich mit ihrer Unterlage verbunden sind (Amphibienlunge, Peritonäum, Harnblase usw.). Dagegen ist die Beobachtung der Blutzirkulation zum Beispiel in einem Muskel oder einer Niere sehr schwierig, wenn nicht unmöglich.

Soll diesen Übelständen abgeholfen werden, dann muss das untersuchte Organ an Ort und Stelle liegen bleiben, was nur möglich

1) M. Malpighi, De pulmonibus epistola II. Epistolae anatomicae p. 140 (141). Opera omnia Londin. 1686.

2) Eine Zusammenstellung der wichtigsten Arbeiten findet sich bei G. F. Nicolai, Die Mechanik des Kreislaufes. Nagel's Handb. d. Physiol. Bd. 1 S. 661 (761). Braunschweig 1909.

ist, wenn die der Zuleitung des Lichtes dienenden Apparate möglichst wenig Platz beanspruchen.

Eine solche Zuführung des Lichtes ist aber, wie im folgenden gezeigt werden soll, möglich.

Fällt ein Lichstrahlenbündel auf das eine Ende eines geraden oder leicht gebogenen Glasstabes, dann wird das Licht nahezu ohne Intensitätsverlust längs dem Stabe geleitet und tritt erst am gegenüberliegenden Ende wieder aus. Im Verlauf des Stabes wird jeder Lichtstrahl, der gegen die Oberfläche hin gerichtet ist, durch Totalreflexion wieder in das Glas zurückgeworfen.

Da in solchen Stäben, denen man die verschiedenste Form geben kann, das Licht wie etwa Wasser in einer Röhre oder der elektrische Strom in einem Draht geleitet wird, so seien solche Glasstäbe als „Lichtleiter" bezeichnet. Der Name Lichtleiter wurde von Bozzini[1]) allerdings in einem ganz anderen Sinne gebraucht. Bozzini verstand darunter Röhren, welche in Körperhöhlen gesteckt werden, und durch die mit Hilfe künstlicher Lichtquellen Beobachtungen vorgenommen werden konnten. Die Bezeichnung von Bozzini[1]) ist indessen wohl völlig in Vergessenheit geraten, so dass durch diese Übereinstimmung der Namen für verschiedene Dinge keine Verwirrung angerichtet werden dürfte.

Überblick über die Versuchsanordnung.

a) Der Lichtleiter.

Der für meine Zwecke benutzte Lichtleiter erhielt die in beistehender Skizze (Fig. 1) wiedergegebene Form. Ein etwa 4,5 mm dicker Glasstab wurde an seinem einen Ende auf die Dicke von 1 mm ausgezogen und der verdünnte Teil bei *B* und *C* zweimal leicht abgebogen. Unter Einhaltung dieser Form lässt sich das Ende *D* leicht unter das zu untersuchende Gewebe bringen. Bei *A* ist eine zur Stabachse senkrechte Schliffstelle angebracht, auf welche die zur Beleuchtung

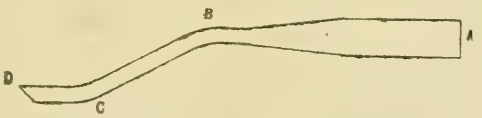


Fig. 1. Der Lichtleiter (natürl. Grösse).

1) P. Bozzini, Der Lichtleiter oder Beschreibung einer einfachen Vorrichtung und ihrer Anwendung zur Erleuchtung innerer Höhlen und Zwischenräume des lebenden animalischen Körpers. Weimar 1807.

dienenden Lichtstrahlen auffallen. Bei der gewählten Form des Lichtleiters werden die Lichtstrahlen in ihm weitergeleitet und würden, wenn das dünne Ende bei *D* ebenfalls senkrecht zur Achse abgeschnitten wäre, annähernd in der Richtung der Achse aus dem Stab austreten. Die Strahlen sollen aber nach aufwärts gerichtet werden, so dass sie das über dem Ende *D* liegende Präparat durchsetzen und hierauf in das Objektiv des Mikroskopes gelangen. Aus diesem Grunde ist das dünne Ende bei *D* schräg abgeschliffen, so dass die Schlifffläche gegen das Ende des Stäbchens hin aufsteigend gerichtet ist. (Die genauere Form des Lichtleiters wird später noch erörtert; vgl. S. 241.)

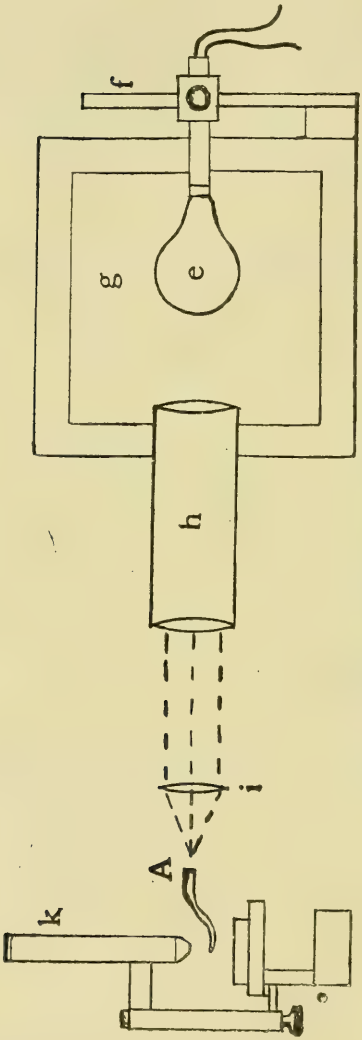


Fig. 2. Schematische Übersicht der Aufstellung. Zwischen dem Kondensor *h* und dem Lichtleiter ist der Verlauf von drei Strahlen durch punktierte Linien angedeutet.

Beim Versuch wird das zu untersuchende Organ freigelegt und an einer kleinen Stelle abpräpariert, so dass eine minimale Höhle entsteht. In diese wird das verjüngte Ende *D* des Glasstäbchens geschoben.

b) Beleuchtungseinrichtung.

Wie aus dem bisher Gesagten hervorgeht, musste beim Versuch das dickere Ende *A* des Lichtleiters beleuchtet werden. Als Lichtquelle diente dazu eine Osram-Azo-Lampe *e* (Fig. 2) von 150 Kerzen Lichtstärke, die an einem senkrecht stehenden Stativ *f* befestigt, sich beliebig heben und senken liess.

Die Lampe ist von einem innen mit Asbestpapier ausgekleideten Kasten *g* umgeben, der an seiner vorderen Wand eine runde Öffnung besitzt.

Vor dieser Öffnung befindet sich eine Kondensoreinrichtung *h*, durch welche die von der Lampe ausgehenden Strahlen nahezu parallel gemacht werden. Durch die Linse *i* werden sie in dem Brennpunkt vereinigt.

Das Mikroskop *k* wird so aufgestellt, dass das Ende *A* des Lichtleiters in den Brennpunkt der Linse zu liegen kommt. So entsteht auf der Fläche *A* ein stark verkleinertes Bild der in der Lampe *c* enthaltenen glühenden Drähte.

Die ersten, welche meines Wissens zu einem technischen Zwecke, und zwar zur Konstruktion einer Mikroskopierlampe, die Leitung des Lichtes durch einen gebogenen Glasstab verwendeten[1]), waren W. Kochs und Max Wolz[2]).

Gärtner[3]) beschrieb kurz darauf eine auf dem gleichen Prinzip beruhende Lampe mit einem zylindrischen Glasstab als Lichtleiter.

Birnbacher[4]) konstruierte zur Durchleuchtung des Auges einen Apparat, bei dem ein Lichtleiter in Anwendung kam, der aus einem 70 mm langen und 8 mm dicken zylindrischen Stabe bestand, dessen eines Ende unter einem Winkel von 35° abgeschliffen war.

Sachs[5]) verwendete bei seiner Lampe zur Augendurchleuchtung einen mehrere Zentimeter langen Glaskegel, dessen Basis einen Durchmesser von 15 mm besitzt. Die Spitze des Kegels ist so weit abgeschliffen, dass an deren Stelle eine runde Fläche von 3 mm Durchmesser zustande kommt.

v. Schrötter[6]) fand, dass man den das Licht leitenden Glasstäben die Form von Röhren geben kann, und verwendete dieselben zur

---

1) Nach Sachs (Münchn. med. Wochenschr. Bd. 50, I S. 741. 1903) soll Voltolini der erste gewesen sein, der sich der Leitung des Lichtes in Glasstäben für medizinische Zwecke bediente, doch konnte ich bisher in keiner der Schriften von Voltolini einen Beleg dafür finden.

2) W. Fresenius, Bericht über die Fortschritte der analytischen Chemie. Zeitschr. f. analyt. Chemie Jahrg. 28 S. 328 (331). 1889.

3) G. Gärtner, Über eine neue Taschenlampe für Ärzte. Wiener klin. Wochenschr. Jahrg. 2 S. 288. 1889, und v. Reuss, Vorläufige Mitteilung über Durchleuchtung der Augenwendungen. Wiener klin. Wochenschr. Bd. 1 S. 756. 1888.

4) Birnbacher, Ein Apparat zur Durchleuchtung des Auges. Zentralbl. f. prakt. Augenheilk. Jahrg. 18 S. 227. 1894.

5) M. Sachs, Über eine neue Durchleuchtungslampe und ihre Verwendung in der Augenheilkunde. Münchner med. Wochenschr. Bd. 50 S. 741. 1903.

6) v. Schrötter, Eine neue Beleuchtungsart von Kanälen und Höhlen. Münchner med. Wochenschr. Bd. 53, II 2 S. 2362. 1906.

Beleuchtung von Kanälen und Höhlen. Diese Form bietet den Vorteil, dass sich durch das Lumen der Röhre Instrumente einführen lassen.

Pflugk[1]) beschrieb vor einigen Jahren eine Taschenlampe, mit welcher ein ähnlicher Glaskegel verbunden ist wie bei der Sachs-schen Lampe.

Auch Reuter[2]) verwendet bei der von ihm konstruierten Lampe Ansätze, die offenbar (aus der Beschreibung ist dies nicht mit voller Sicherheit zu entnehmen) das Licht nach dem gleichen Prinzip leiten.

Übrigens wird, abgesehen von den genannten Arbeiten, die Leitung des Lichtes in einem durchsichtigen Medium schon lange benützt, um gewisse Beleuchtungseffekte zu erzielen. So werden mitunter die Wasserstrahlen von Springbrunnen von hinten her elektrisch beleuchtet. Dadurch erscheint der Strahl in dunkler Umgebung leuchtend[3]).

Ja sogar in der Natur wird das Prinzip der Lichtleitung verwendet, in den Kristallkegeln der Arthropodenaugen. Allerdings besteht ein grosser Unterschied zwischen den im Tierreich vorkommenden und den für technische Zwecke künstlich hergestellten Lichtleitern.

Während die letzteren aus möglichst homogenem Glas hergestellt werden, nimmt bei den natürlichen Lichtleitern der Arthropodenaugen die optische Dichte von der Achse ausgehend nach der Peripherie hin ständig ab[4]).

Versuch einer Theorie des Lichtleiters.

Bei Herstellung des Lichtleiters war ich in eine gewisse Verlegenheit versetzt, denn ich wusste nicht, welche Form ich ihm geben musste, um das von der Lichtquelle ausgehende Licht möglichst auszunützen. Ich hatte nämlich nirgends in der oben erwähnten Literatur eine mathematische Formulierung gefunden, die ich einer Konstruktion hätte zugrunde legen können.

Deshalb entschloss ich mich, selbst die erforderlichen Berechnungen auszuführen.

---

1) A. v. Pflugk, Zur Durchleuchtung des Auges. Klin. Monatsblätter f. Augenheilkunde Bd. 49 (N. F. Bd. 11), Abt. 1 S. 216. 1911.

2) H. Reuter, Über eine neue Lampe zur Diaphanoskopie und Endoskopie. Münchner med. Wochenschr. Bd. 60, II S. 1548. 1913.

3) Vgl. J. Classen, Lichtreflexion. Handwörterb. d. Naturwissensch. Bd. 6 S. 340 (351). Jena 1912.

4) S. Exner, Über Zylinder, welche optische Bilder entwerfen. Pflüger's Arch. Bd. 38 S. 274. 1886, und S. Exner, Die Physiologie der facettierten Augen S. 1. Leipzig und Wien 1891.

Wenn ich die mathematische Entwicklung an dieser Stelle und nicht in einer physikalischen Zeitschrift veröffentliche, so geschieht dies aus dem Grunde, weil die Leitung des Lichtes in Glasstäben bisher nur für medizinische Zwecke Anwendung fand.

Der von mir verwendete Glasstab lässt sich betrachten als Kombination verschiedener Teile (s. Fig. 3). Das erste Stück stellt einen Zylinder *a* dar, an ihn schliesst sich ein Kegel *b* mit ab-

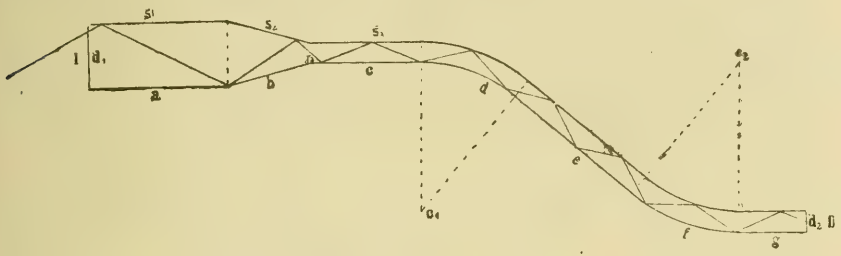


Fig. 3.

geschnittener Spitze. Auf diesen folgt ein Zylinder *c*, hierauf zwei Ringsegmente *d* und *f*, die durch ein zylindrisches Stück *e* verbunden sind, und zum Schluss kommt wieder ein zylindrisches Stück *g*. Diese Körper seien nachstehend behandelt.

I. Der Zylinder. In der Richtung der Achse auffallende Strahlen gehen ohne jede Ablenkung hindurch und verlassen den Zylinder in der alten Richtung (vgl. Fig. 4).

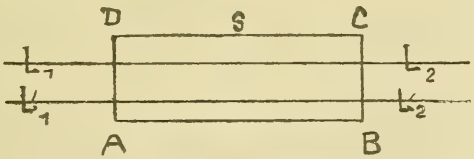


Fig. 4. *A B C D* Längsschnitt durch den Zylinder. $L_1 L_2$ und $L'_1 L'_2$ Lichtstrahlen.

Schräg auffallende Strahlen, die in einer Achsenebene verlaufen, werden total reflektiert und verlassen den Zylinder auch wieder in der alten oder der dazu symmetrischen Richtung. Voraussetzung ist dabei nur, dass der Einfallswinkel des Strahles beim Auftreffen auf die Seitenlinie *s* grösser ist als der von der chemischen Beschaffenheit des Glases abhängige Grenzwinkel. Die Grösse desselben lässt sich aus dem Brechungsindex berechnen. Es bedeute n den Brechungsindex und σ den Grenzwinkel, dann ist $\sin \sigma = \frac{1}{n}$.

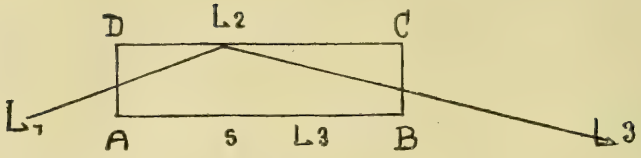


Fig. 5. $ABCD$ Längsschnitt durch Zylinder. $L_1 L_2 L_3$ Lichtstrahl.

II. Der Kegel. Das Viereck $ABDC$ Fig. 6 stellt einen Achsenschnitt eines geraden Kegels mit abgeschnittener Spitze dar. Der Winkel, den die beiden Seitenlinien AC und BD an der Spitze S bilden würden, habe die Grösse α. Der Durchmesser AB

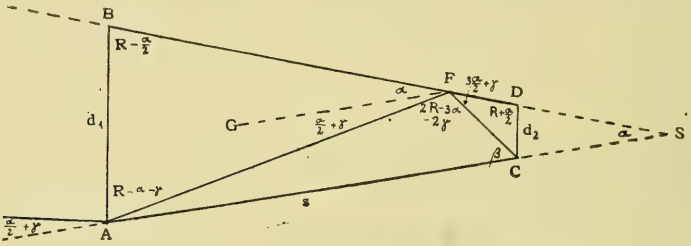


Fig. 6.

der Grundfläche sei mit d_1 bezeichnet, die Seitenlinien, d. h. die Strecken AC, BD usw. mit s. Der Durchmesser des kleinen Kreises CD heisse d_2.

Ein Lichtstrahl falle mit dem Einfallswinkel γ auf die Grundfläche d_1 und treffe die Linie AB unmittelbar neben dem Punkte A. Der Winkel dieses Strahles mit der Seitenlinie s beträgt $\frac{\alpha}{2} + \gamma$. Der Strahl wird an der Seitenlinie AC total reflektiert und bildet nach der Reflexion mit der Linie AC wieder den Winkel $\frac{\alpha}{2} + \gamma$. Er gelangt jetzt nach dem Punkt F und wird an der Linie BD wieder reflektiert. Der Winkel $AFB = 3\frac{\alpha}{2} + \gamma$. Beweis: Man ziehe durch den Punkt F die Hilfslinie FG parallel zu AS. Dann ist der Winkel $AFG = \angle FAC = \frac{\alpha}{2} + \gamma$; $\angle BFG = \angle BSA = \alpha$.

Da $\angle CFD = \angle BFA = \frac{3\alpha}{2} + \gamma$ ist, so beträgt die Grösse des Winkels $AFC = 2R - 3\alpha - 2\gamma$ und $\angle ACF$ als Winkel des

Dreiecks $ACF = 2R - (2R - 3\alpha - 2\gamma) - \left(\frac{\alpha}{2} + \gamma\right) = 5\frac{\alpha}{2} + \gamma$.
Wird der Winkel ACF mit β bezeichnet, dann ist (Formel 1) $\beta = \frac{5\alpha}{2} + \gamma$. Der Einfallswinkel des Strahles FC bei C in Bezug auf die Seitenlinie s heisse ε, dann ist (Formel 2) $\varepsilon = R - 5\frac{\alpha}{2} - \gamma$.

Solange also der Winkel ε etwas grösser ist als der Grenzwinkel σ, werden alle Strahlen, welche auf die Grundfläche AB auffallen, in der Region CD des Kegels total reflektiert. Denn was für den bei A auftreffenden Strahl gilt, das gilt in noch höherem Maasse für alle näher bei der Achse auffallende Strahlen.

Bei der Berechnung wurde die Annahme gemacht, dass der bei A auffallende Strahl aus einem gleich dichten Medium auf AB trifft, sonst müsste noch die Ablenkung durch Brechung berücksichtigt werden.

Denkt man sich die Kegelspitze nicht, wie bisher angenommen wurde, bei CD (Fig. 7), sondern erst in der Ebene C^1D^1 abge-

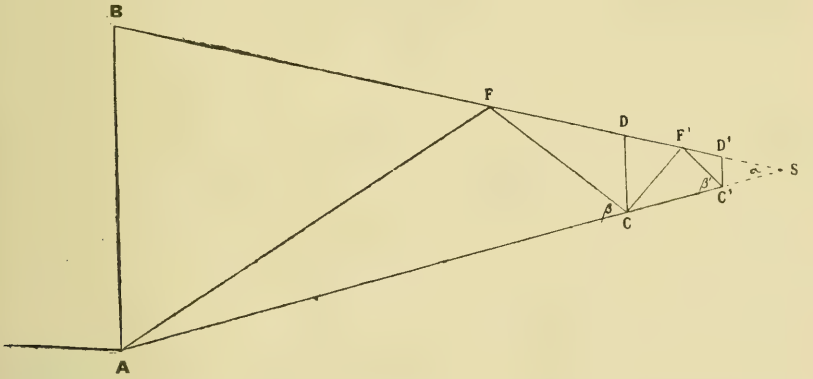


Fig. 7. Bei der Konstruktion dieser Figur wurden, um den Strahlenverlauf deutlicher machen zu können, einige Winkel absichtlich falsch gezeichnet.

schnitten, dann wird der Strahl weiterhin an dem Kegelmantel reflektiert, vorausgesetzt, dass er nicht zu steil auffällt, was sich durch Verkleinerung von α erreichen lässt. Der Strahl wird, wie aus der Figur zu ersehen, bei C total reflektiert, trifft die Linie BS bei F^1 und die Linie AS bei C^1. Der Winkel ACF heisse wieder β, dann kann der Winkel CC^1F^1 mit β' bezeichnet werden. Bei noch weiter fortgesetzten Reflexionen des Strahles erhielte man die Eckpunkte F^2 und C^2 und als Winkel, unter dem der Strahl

die Linie AS trifft, β''. Um zur Berechnung von β' resp. des zugehörigen Einfallwinkels ε', die Formel 1 (S. 235) benutzen zu können, setze man den Winkel $\beta = \frac{\alpha}{2} + \mu$, dann ist $\mu = \beta - \frac{\alpha}{2}$. β' (nach Formel 1) $= \frac{5\alpha}{2} + \mu = \frac{5\alpha}{2} + \beta - \frac{\alpha}{2}$ und, da $\beta = \frac{5\alpha}{2} + \gamma = \gamma + \frac{9\alpha}{2}$. Der Einfallswinkel $\varepsilon' = R - 9\frac{\alpha}{2} - \gamma$. Der Einfallswinkel nimmt nach jeder paarweisen Reflexion um $4\frac{\alpha}{2} = 2\alpha$, also sehr schnell ab. Daraus geht hervor, dass man bei Herstellung des Kegels zu dem beschriebenen Zweck auf eine mehr als zweimalige Reflexion verzichten muss.

Würden die Strahlen trotz Kleinheit des Einfallswinkels immer noch reflektiert, dann könnte bei fortgesetzten Reflexionen, wie Exner[1]) gezeigt hat, der Fall eintreten, dass der Strahl wieder den Weg nach rückwärts einschlägt.

Die Seiten des Glaskegels dürfen demnach nur eine ganz bestimmte Länge haben, damit der Strahl höchstens zweimal reflektiert wird. Diese Länge s lässt sich berechnen.

Nach dem bekannten Sinussatz der ebenen Trigonometrie ist in dem Dreieck AFC, Fig. 6 (S. 234),

$$AC = s = \frac{CF \sin(2R - 3\alpha - 2\gamma)}{\sin\left(\frac{\alpha}{2} + \gamma\right)} = \frac{CF \sin(3\alpha + 2\gamma)}{\sin\left(\frac{\alpha}{2} + \gamma\right)}.$$

$$CF \text{ (in dem Dreieck } CDF) = \frac{d_2 \cdot \sin\left(R + \frac{\alpha}{2}\right)}{\sin\left(\frac{3\alpha}{2} + \gamma\right)} = \frac{d_2 \cos\frac{\alpha}{2}}{\sin\left(\frac{3\alpha}{2} + \gamma\right)},$$

demnach (Formel 3):

$$s = \frac{d_2 \sin(3\alpha + 2\gamma) \cdot \cos\frac{\alpha}{2}}{\sin\left(\frac{3\alpha}{2} + \gamma\right) \sin\left(\frac{\alpha}{2} + \gamma\right)}.$$

Zur Berechnung der Grösse d_1 ziehe man vom Punkt C aus eine Parallele zur Linie BD (Fig. 8). Sie schneide die Linie AB

1) S. Exner, Die Physiologie der facettierten Augen S. 60. Bei Franz Deutike, Leipzig und Wien 1891.

im Punkte H. Dann ist $HB = d_2$. Der Winkel CAH und $CHA = R - \frac{\alpha}{2}$, deshalb

$$AH = AC \cdot \frac{\sin \alpha}{\sin\left(R - \frac{\alpha}{2}\right)} = AC \cdot \frac{\sin \alpha}{\cos \frac{\alpha}{2}}.$$

Daraus ergibt sich Formel 4: $d_1 = s_1 \frac{\sin \alpha}{\cos \frac{\alpha}{2}} + d_2$.

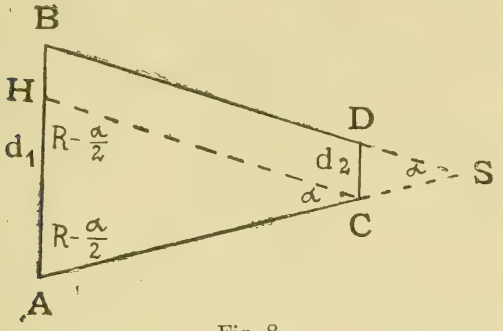


Fig. 8.

Ein Glaskegel von der beschriebenen Form ist also ein sehr geeignetes Hilfsmittel, um Lichtstrahlen zu verdichten und somit die Lichtintensität der Flächeneinheit zu erhöhen.

III. Das Ringsegment (d, Fig. 3) stellt ein Stück eines Ringes dar, der aus einem kreisförmig gebogenen Stäbchen besteht.

Die Fläche $DAFE$ in Fig. 9 zeigt einen durch die Achse des Stabes gelegten Durchschnitt des Ringes. Das Zentrum der Kreisausschnitte DE und AF ist mit C bezeichnet. Die beiden Enden des Stäbchens seien so abgeschliffen, dass die Endflächen DA und EF in den Radien CD und CE liegen. Man kann sich das Ringstück durch Rotation eines senkrecht zur Papierebene stehenden Kreises mit dem Durchmesser AD um eine im Punkt C senkrecht zur Pepierebene stehende Achse entstanden denken.

Der Durchmesser EF des Stäbchens sei $= d$; ber Radius des äusseren Kreises $CB = r$. Der Lichtstrahl GB treffe auf die Fläche EF in Fig. 9 unter dem Einfallswinkel γ und sei nach dem grösseren Kreis zu gerichtet. Er treffe diesen Kreis in dem Punkte B und bilde mit dem in B errichteten Einfallslot den Winkel ε.

Von allen Strahlen, die unter dem Winkel γ einfallen, besitzt der unmittelbar neben dem Punkt F eintretende Strahl den kleinsten Winkel ε.

Der Einfallswinkel $\varkappa$, unter dem der Strahl auf die Konvexität der Kreislinie FA trifft, ist an und für sich immer grösser als ε. Ausserdem muss hervorgehoben werden, dass die Winkel $\varkappa$ und ε während dem ganzen Verlaufe des Strahles in dem Ring, so viele Reflexionen auch eintreten, immer gleich gross bleiben.

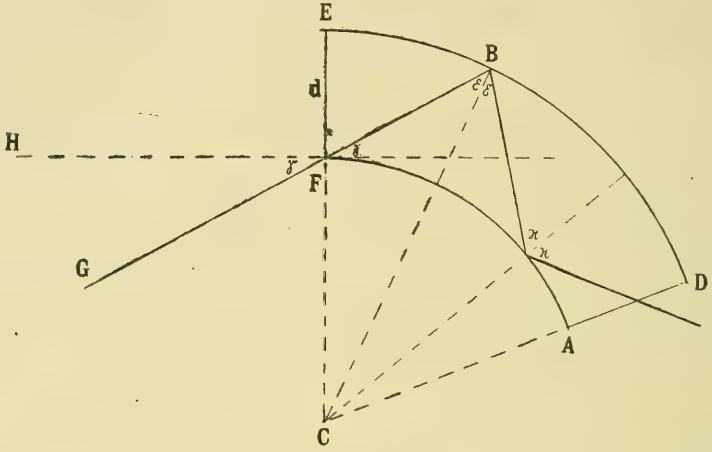


Fig. 9.

In dem Dreieck BCF ist $FC = r - d$, $BC = r$, $\angle BFC = R + \gamma$. Daher $FC = r - d = \dfrac{BC \cdot \sin \varepsilon}{\sin (R + \gamma)} = \dfrac{r \cdot \sin \varepsilon}{\cos \gamma}$. Durch Umstellung erhält man Formel 5: $\sin \varepsilon = \dfrac{r - d}{r} \cdot \cos \gamma$ und Formel 6:

$$r = \frac{d \cdot \cos \gamma}{\cos \gamma - \sin \varepsilon}.$$

Fällt der Strahl GF nach dem kleineren Kreis gerichtet auf, wie es Fig. 10 zeigt, dann ist der Winkel ε am kleinsten, wenn der Strahl möglichst nahe bei F auffällt. Dann ist aber, wie aus der Figur zu ersehen, der Strahlenverlauf wie im ersten Fall (Fig. 9), denn wegen der an der Kreislinie AF erfolgenden Reflexion hat die Verlängerung $G'F$ des reflektierten Strahles FB jetzt die gleiche Lage wie in Fig. 9 der Strahl GF. Der grösste Einfallswinkel, unter dem der Strahl auf die Endfläche AD des Ringstückes fallen kann, ist R—ε. Diese Grösse wird dann erreicht, wenn der Punkt B gerade in die Endebene DA fällt. In allen anderen Fällen ist der Einfallswinkel kleiner als R—ε. Verliefe zum Beispiel die Schnittfläche in der Richtung $A^1 D^1$ (Fig. 10), dann träfe der Strahl

mit einem Einfallswinkel μ auf diese Fläche, der um λ kleiner ist als der Einfallswinkel auf die durch B gelegte Ebene.

Die Berechnung dürfte für Strahlen, die in anderen Ebenen als der Papierebene liegen, sehr schwierig sein. Aber soweit sich aus einer flüchtigen Überlegung entnehmen lässt, scheinen alle anderen Strahlen einen grösseren Winkel ε zu bilden.

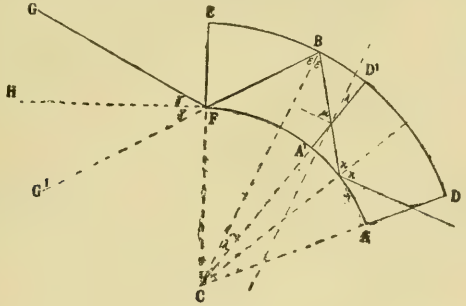


Fig. 10.

Anwendung.

Kehren wir nach dieser Abschweifung wieder zu unserem speziellen Fall zurück.

Ein Lichtstrahl falle so auf die der Lichtquelle zugekehrte Grundfläche des Zylinders a Fig. 3 (S. 233), dass er mit der Seitenlinie s_1 den Winkel γ_1 bildet. Der Winkel β, d. h. der Winkel, den der Lichtstrahl nach einmaliger Reflexion an dem Kegelmantel mit der Seitenlinie s_2 bilden würde, ist dann nach Formel 1 (S. 235) $= 5\frac{\alpha}{2} + \gamma_1$. In Wirklichkeit trifft der Lichtstrahl aber gar nicht s_2, sondern erst die Seitenlinie s_3 des Zylinders c. Dieser Winkel γ_2 $= \beta - \frac{\alpha}{2} = 5\frac{\alpha}{2} + \gamma_1 - \frac{\alpha}{2} = 2\alpha + \gamma_1$.

In dem nun folgenden zylindrischen Stück c wird der Winkel nicht verändert. Am Ende dieses Zylinders trifft der Strahl auf die imaginäre Endfläche e_1 e_2 (Fig. 11) des Ringstückes d mit dem Einfallswinkel $\gamma_2 = 2\alpha + \gamma_1$ [1]).

Es ist dann nach Formel 5 (S. 238)

$$\sin \varepsilon_1 = \frac{(r - d_2)}{r} \cdot \cos(2\alpha + \gamma_1). \qquad \text{(Formel A)}$$

1) Fig. 11 stellt zwar das Ringstück f dar, kann aber auch als Ringfragment d betrachtet werden.

In dem an diesen Bogen anschliessenden zylindrischen Stück e Fig. 3 bleibt der Winkel ε_1 schlimmstenfalls gleich; er kann je nach der Länge des Ringsegmentes und der Lage des Strahles grösser werden (vgl. S. 238).

Der Einfallswinkel für die imaginäre Trennungsebene zwischen dem Zylinder und dem nächstfolgenden Ringstück ist in diesem Falle $= R - \varepsilon_1$. Für die Berechnung von ε_2 ergibt sich die Formel B:

$$\sin \varepsilon_2 = \frac{r - d_2}{r} \cdot \cos (R - \varepsilon_1) = \frac{r - d_2}{r} \sin \varepsilon_1.$$

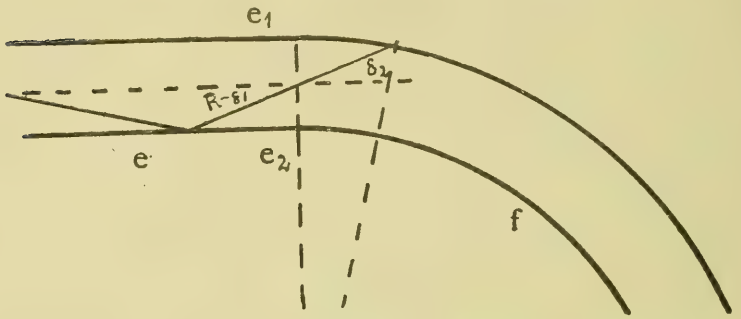


Fig. 11.

Bei der Konstruktionsberechnung des Lichtleiters war maassgebend, dass der Durchmesser d_2 nicht grösser sein durfte als 1 mm. Als Radius der Ringstücke schien der Wert 10 mm am zweckmässigsten. Wie gross müssen dann die verschiedenen Winkel sein, damit der kleinste Einfallswinkel ε_2 grösser wird als der Grenzwinkel des Glases 42° 37′?

Nach Formel B ist $\sin \varepsilon_1 = \sin \varepsilon_2 \frac{r}{r - d_2}$; durch Einsetzen der Werte

$d_2 = 1$ mm, $r = 10$ mm, $\varepsilon_2 = 43°$ ergibt sich $\sin \varepsilon_1 = \frac{10}{9} \cdot \sin 43°$.

$$\varepsilon_1 = 49° 16'.$$

Nach Formel A ist

$$\cos (2\alpha + \gamma_1) = \sin \varepsilon_1 \frac{r}{r - d_2} \quad 2\alpha + \gamma_1 = 32° 39'.$$

Dieser Bedingung kann dadurch genügt werden, dass der Winkel des Kegels $\alpha = 12°$ gross gemacht wird, dann ist der grösste noch zulässige Winkel $\gamma_1 = 8°$.

Die Seite s des Glaskegels ist unter diesen Bedingungen nach Formel 3 (S. 236) $= \frac{\sin 52° \cdot \cos 6°}{\sin 26° \cdot \sin 14°} = 7{,}4$ mm, und nach Formel 4 (S. 237) ist $d_1 = 1{,}5 + 1 = 2{,}5$ mm gross.

Da unter diesen Umständen die der Lichtquelle zugekehrte Grundfläche des Kegels nur einen Durchmesser von 2,5 mm bekommen hätte, so schien es mir zweckmässiger, nur parallel einfallende Strahlen zu benutzen. Dadurch wird $\gamma_1 = 0$, $\alpha = 16^0$,

$$s = d_2 \cdot \frac{\sin 3\alpha \cdot \cos\frac{\alpha}{2}}{\sin 3\frac{\alpha}{2} \cdot \sin\frac{\alpha}{2}} = \frac{\sin 48^0 \cdot \cos 8^0}{\sin 24^0 \cdot \sin 8^0} = \mathbf{13{,}0}\text{ mm},$$

$$d_1 = \frac{s_1 \cdot \sin\alpha}{\cos\frac{\alpha}{2}} + d = \mathbf{4{,}6}.$$

Die Konstanten des von mir verwendeten Lichtleiters sind also:

$\alpha = 16^0$ $\qquad$ $d_1 = 4{,}60$ mm

$r = 10$ mm $\qquad$ $d_2 = 1$ mm

$s_2 = 13$ mm.

Da an dem der Lichtquelle abgekehrten Ende II des Lichtleiters Fig. 3 (S. 233) ebenso viele Lichtstrahlen austreten als auf die der Lichtquelle zugekehrte Endfläche I auffallen, so müssen die auf die Flächeneinheit bezogenen Lichtintensitäten sich umgekehrt verhalten wie die Grössen der beiden Endflächen I und II. Dabei muss allerdings wieder die nicht bewiesene Voraussetzung gemacht werden, dass der Verlauf aller Strahlen sich nicht zu sehr vom Strahlengang in der Papierebene unterscheidet (vgl. S. 239). Die beiden kreisförmigen Endflächen verhalten sich wie die Quadrate ihrer Radien, also in unserem Falle wie $d_1^2 : d_2^2 = 4{,}6^2 : 1^2$. Bezeichnet man die Lichtintensität der Fläche I mit J_1, die der Fläche II mit J_2, dann verhält sich $J_2 : J_1 = d_1^2 : d_2^2 = 21 : 1$.

Mit anderen Worten: Wenn man von der Absorption des Lichtes durch das Glas und von unvermeidlichen Fehlern in der Struktur des Glases absieht, wird durch den Lichtleiter die Lichtintensität auf das 21fache gesteigert.

Bisher wurde angenommen, dass der Lichtleiter an dem der Lichtquelle abgekehrten Ende II mit einer senkrecht zu der Achse stehenden Ebene abschliesst. Dabei würde das Licht in einem um die Achse des Zylinders g (Fig. 3) gruppierten Strahlenbündel austreten. Bei meinen Versuchen soll aber die Hauptmasse der Strahlen nach oben geworfen werden. Deshalb musste die Ebene II durch eine schräg nach dem Ende und oben verlaufende Ebene ersetzt

werden. Dadurch geht allerdings ein Teil (etwa die Hälfte) der Lichtstrahlen verloren.

So liessen sich gewisse Normen für die Grössenverhältnisse des Lichtleiters gewinnen, die mir bei der Herstellung desselben sehr zustatten kamen. Dass sich die Lichtstrahlen tatsächlich so verhalten, wie nach der Berechnung angenommen wurde, lässt sich experimentell zeigen.

Ausführung der Versuche.

Obgleich man die Untersuchungen ebensogut an Warmblütern anstellen könnte, verwendete ich zu meinen ersten Versuchen der Einfachheit halber nur Frösche. Beobachtet wurde zunächst der Blutkreislauf im Sartorius. Der Frosch wird in Äthernarkose mit dem Rücken nach unten auf ein Froschbrettchen aufgebunden und die Haut des Oberschenkels wird gespalten, so dass der M. sartorius sichtbar wird. Hierauf wird die die Muskeln überziehende Fascie vorsichtig aufgehoben und wenn nötig mit der Schere durchtrennt. Jetzt kann man unter den Sartorius, ohne denselben zu verletzen, eine Pinzette einführen, wodurch er an einer Stelle etwas abgehoben wird. Man muss natürlich diejenige Stelle (etwa in der Mitte des Muskels) vermeiden, an der die Nervenäste und Gefässe eintreten. In die so entstandene Öffnung wird das dünne Ende *D*, Fig. 1 S. 229, des Lichtleiters eingeführt. Jetzt muss dafür gesorgt werden, dass das Ende *D* genau an der Stelle des Muskelzwischenraumes liegen bleibt. Zu diesem Zwecke ist an dem Froschbrettchen eine Einrichtung zum Einklemmen des dicken Endes des Lichtleiters angebracht. Dieselbe ist um mehrere Achsen drehbar und längs einer Stange verschieblich, so dass ihr jede Stellung gegeben werden kann.

Wenn der Lichtleiter richtig liegt, dann bringt man das Froschbrettchen mit dem Frosch so unter das Mikroskop, dass gerade die Stelle des Sartorius unter das Objektiv zu liegen kommt, welche sich über dem Ende *D* des Lichtleiters befindet. Diese Einstellung ist am besten vor einem Fenster vorzunehmen. Denn das diffuse Tageslicht, das dann auf das Ende *A* des Glasstäbchens fällt, genügt schon, um das Ende *D* so aufleuchten zu lassen, dass man ein gutes Bild von dem Muskel bekommt. Nach erfolgter Einstellung wird das Mikroskop so vor die auf S. 230 beschriebene Beleuchtungseinrichtung gestellt, dass das verkleinerte Bild der Lampe auf das Ende *A* des Stäbchens fällt.

Bei der Betrachtung des Präparates bei 100—200facher Vergrösserung sieht man zunächst die einzelnen quergestreiften Muskelfasern, ein Bild, das ja aus histologischen Untersuchungen hinlänglich bekannt ist. In jedem Interstitium verläuft ein kleines Blutgefäss.

Man erkennt grössere arterielle Gefässe, die sich in kleinere Äste teilen, die in Kapillaren übergehen. Diese lassen sich verfolgen, wie sie sich zu kleinsten und immer grösseren Venen vereinigen.

Was aber die Beobachtung gegenüber einem Injektionspräparate des Muskels besonders anziehend macht, ist der Umstand, dass in sämtlichen Gefässen die Blutzirkulation zu sehen ist. Da ich, wie erwähnt, ziemlich starke Vergrösserungen anwendete, so erscheinen die Blutkörperchen auch in den Kapillaren in schnellster Bewegung. Dabei sieht man die mikroskopischen Gebilde in einer Reinheit, die der eines histologischen Präparates kaum nachsteht.

Wenn es lediglich darauf ankommt, ein möglichst schönes Bild zu erhalten, etwa bei einer Demonstration, empfiehlt es sich, das zu untersuchende Gewebe mit einem kleinen Deckgläschen zu bedecken. Zu diesem Zwecke stellte ich mir durch Zerschneiden von Deckgläsern Stücke von wenigen Quadratmillimetern Fläche her. Bei genaueren Untersuchungen über die Geschwindigkeit liess ich das Deckgläschen fort in der Befürchtung, dass durch den Druck desselben die Geschwindigkeiten verändert werden könnten. Sehr schöne Bilder erhielt ich auch bei der Untersuchung der Darmwand und der Niere.

Ohne Zweifel lassen sich auch im auffallenden Lichte Beobachtungen des Blutkreislaufes ausführen, eine Methode, die namentlich in der medizinischen Klinik in Tübingen sehr gefördert wurde[1]). Dabei ist es möglich, nicht nur die Kapillarschlingen der menschlichen Haut, sondern auch die Blutbewegung in ihnen zu erkennen. So könnte man natürlich auch zur Beobachtung freigelegter innerer Organe auffallendes Licht verwenden. Aber die Untersuchung im durchfallenden Lichte hat den grossen Vorzug, dass auch bei länger dauernder Beobachtung keine Temperatursteigerung stattfindet die bei der zur Beobachtung im auffallenden Licht notwendigen

1) E. Weiss, Beobachtung und mikrophotographische Darstellung der Hautkapillaren am lebenden Menschen. Habilitationsschrift. Tübingen. Bei F. C. W. Vogel, Leipzig 1916. Dort auch die einschlägige Literatur zu finden.

grossen Lichtintensität sehr störend wirkt. Ausserdem bietet die beschriebene Methode den grossen Vorteil, dass man bei jeder beliebigen Vergrösserung beobachten kann. Dieser Umstand ermöglicht es, nicht nur so auffallende Erscheinungen, wie das bewegte Blut, sondern auch zartere histologische Gebilde im lebenden Zustand zu untersuchen.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Breslau.)

Eine Verbesserung der Methode zur optischen Registrierung von Druck und Stromstärke.

Von

K. Hürthle.

(Mit 1 Textfigur und Tafel III.)

Bei der früher beschriebenen Methode zur Registrierung von Druck und Stromstärke in den Arterien [1]) war die optische Abbildung dadurch verwickelt, dass Manometer und Stromuhr nicht auf einer, sondern auf zwei parallelen optischen Bänken angebracht waren. Nun kann man ja zwei Instrumente, deren Ausschläge photographisch registriert werden sollen, auch auf einer optischen Bank hintereinanderschalten, wie dies zuerst Bull [2]) für die gleichzeitige Registrierung von Elektrokardiogramm und Herztönen und kürzlich Einthoven [3]) mit seinen Schülern für die gleichzeitige Benützung von zwei Saitengalvanometern beschrieben hat. Allein der Aufstellung von Manometer und Stromuhr auf einer Bank stand die Undurchsichtigkeit der blutgefüllten Stromuhr im Wege. Diese lässt sich aber beseitigen, wenn man das Blut am Eindringen in den mit Wasser gefüllten Zylinder verhindert, indem man nach dem Vorgang von Luciani [4]) und Trendelenburg [5]) Blut und Wasser durch dünne Gummibeutel trennt. Dann bleibt die Stromuhr durchsichtig. Ihr Bild kann nun in der Ebene des Manometerhebels entworfen und diese Ebene mit Hilfe einer zweiten Linse auf dem Registrier-

1) Pflüger's Arch. Bd. 147 S. 509. 1912.

2) Bull, Quart. Journ. exper. Physiol. vol. 4 p. 289. 1911.

3) Pflüger's Arch. Bd. 164 S. 167. 1916.

4) L. Luciani, Physiologie des Menschen. Deutsch von Baglioni und Winterstein. Bd. 1 S. 206. 1905.

5) W. Trendelenburg, Eine Stromuhr. Zeitschr. f. Biol. Bd. 65 S. 13. 1915.

papier abgebildet werden. Mit dieser Anordnung erzielt man ausserdem noch folgenden Vorteil: Während bei der alten Anordnung der Abbildungsraum für beide Apparate getrennt war, indem das untere Drittel des Films von der Druck-, die oberen zwei Drittel von der Stromkurve belegt waren, kann nunmehr die ganze Höhe des Films für beide Kurven ausgenützt, also die optische Vergrösserung der Apparate verstärkt werden, was für die Ausmessung der Kurven von Nutzen ist.

Die Beschreibung der neuen Anordnung zerfällt in die der Stromuhr und der Aufstellung der Apparate auf der optischen Bank.

I. Die Stromuhr

unterscheidet sich von dem früher beschriebenen Modell [1]) nur hinsichtlich der Zuleitungsröhren, die durch die eingeschalteten Gummibeutel in einen blut- und wasserhaltigen Abschnitt getrennt werden. In Fig. 1a ist der bluthaltige schraffiert. Die Beutel, die sich abwechselnd aus dem zentralen Ende der Arterie füllen und ins periphere entleeren, liegen in einer Erweiterung der Zuleitungsröhren (GlZ) zwischen dem Stromuhrzylinder (Z) und der Drehscheibe Sch, die mit dem Metallgehäuse des Zylinders durch den Stab St fest verbunden und mit ihm um die Achse AA drehbar ist.

Die Vorrichtung zur Befestigung der Gummibeutel in den Zuleitungsröhren ist nicht ganz einfach; zur Klarstellung ist das aus den Teilen $GlZ + T + U + Kd$ zusammengesetzte Zwischenstück in Fig. 1b in grösserem Maßstab dargestellt: Auf die Drehscheibe Sch sind zu beiden Seiten der Achse AA die kreisförmigen Platten Pl aufgelötet, die am Mantel ein Gewinde für die Überwurfmuttern $ÜM$ tragen. Durch diese werden die Zwischenstücke auf der Drehscheibe festgeschraubt; sie bestehen aus den Glaszylindern GlZ mit ihren gebogenen Fortsätzen F und den Metallmuttern U, in welche die Glaszylinder eingekittet sind, und den Metallstücken T, welche eine Nute zum Aufbinden der Beutel Gi enthalten. Das Aufbinden macht eine Trennung der Metallstücke T und U durch ein Gewinde erforderlich. Um den Gummibeutel (Fingerling für das kleinere Modell, Kondom für das grössere) in der Nute des Stückes T festzubinden, muss das Stück U mit Hilfe eines Schlüssels abgeschraubt werden. In das Stück T ist ferner der haarnadelförmig gebogene Drahtbügel B

1) Pflüger's Arch. Bd. 147 Fig. 2 S. 514.

eingesetzt, der verhindert, dass der Beutel bei der Tätigkeit der Uhr sich zunächst am festgebundenen Ende entleert und die Öffnung E verstopft. Nach dem Aufbinden der Beutel werden die Stücke T und U wieder verschraubt, so dass die unteren, Pl zugekehrten Flächen eine Ebene bilden. Zur Verbindung des Zwischenstückes mit dem Stromuhrdeckel D (Fig. 1a) ist auf den Fortsatz F ein

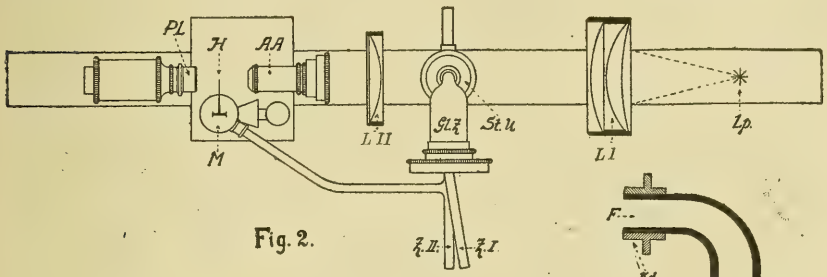


Fig. 2.

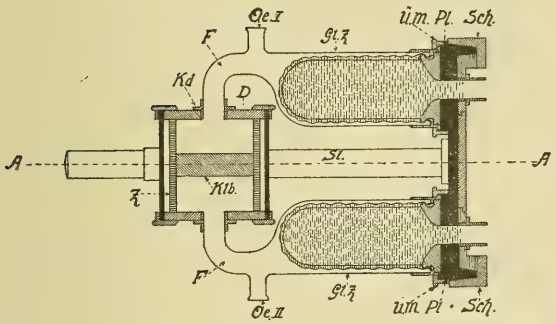


Fig. 1a

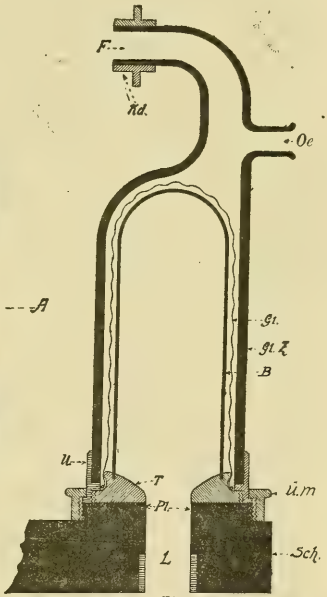
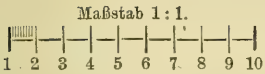


Fig. 1b.



Abschlusskegel (Kd Fig. 1b) gekittet, der in eine entsprechende Öffnung des Deckels verpasst ist. Ferner ist die der Drehscheibe zugekehrte Fläche von $T + U$ eben geschliffen und auf die scheibenförmige Erhöhung Pl verpasst. Zur Einfügung des zusammengesetzten Zwischenstückes $GlZ + T + U + Kd$ wird dieses derart auf die Drehscheibe geschoben, dass die genannten ebenen Flächen aufeinandergleiten und der Verschlusskegel Kd in die Öffnung des Deckels D tritt. Wird nun die Überwurfmutter $\ddot{U}M$ angezogen, so schliesst die Verbindung dicht, ohne dass der Konus Kd eine Ver-

schraubung erhält. Selbstverständlich müssen die Teile vom Mechaniker sehr genau verpasst und verkittet sein.

Wie beim alten Modell werden die Zuleitungsröhren von der Arterienkanüle bis zum Metallstück *T* einschliesslich des Bügels *B* vor dem Gebrauch mit einer Paraffinschicht überzogen.

Die Füllung der Stromuhr ist etwas umständlicher als beim alten Modell und zerfällt in zwei Abschnitte: Man fülle zunächst den Raum zwischen dem Kolben und den Gummibeuteln, indem man durch die Öffnung *Oe I* Wasser von Körpertemperatur (oder vielleicht besser eine 1 %ige Lösung von oxalsaurem Natron) mit einer Pipette einlaufen lässt, bis der Gummibeutel plattgedrückt ist; dann wird *Oe I* verschlossen, die Stromuhr gewendet und durch *Oe II* der andere Abschnitt in gleicher Weise gefüllt. Nun werden die Zuleitungsröhren mit den Gummibeuteln gefüllt: Man verbindet die Röhrenmündungen mit grossen, warme Ringer-Lösung enthaltenden Füllkugeln durch weite Gummischläuche und hält die Stromuhr so, dass die Füllkugeln den höchsten, die Gummibeutel den tiefsten Punkt einnehmen; zunächst kann keine Lösung eindringen, da die Beutel sich nicht ausdehnen können; man lässt dann durch *Oe I* so viel Wasser abfliessen, bis der Beutel entfaltet, nicht aber elastisch gedehnt ist, und verschliesst *Oe I* wieder. Die Füllung des zweiten Beutels und die vollständige Entfernung der Luft aus den Zuleitungsröhren geschieht durch abwechselndes Heben und Senken der Füllkugeln bei geeigneter Haltung der Stromuhr. Dabei zeigt sich dann, dass bei der ersten Füllung des Zylinders noch Luftbläschen zwischen dem Kolben und den Gummibeuteln zurückgeblieben sind, welche nunmehr durch die Öffnungen *Oe I* bzw. *Oe II* entfernt werden. Zum Schluss wird der Inhalt beider Gummibeutel in die Füllkugeln entleert (indem man durch *Oe I* oder *Oe II* entsprechend Wasser nachströmen lässt), der Kolben in Endstellung gebracht und nach oben gestellt, wenn die obere Zuleitungsröhre mit dem zentralen Ende der Arterie verbunden ist. Lüftet man nun nach der Einschaltung der Stromuhr in die Arterie zugleich mit der Entfernung der zentralen Arterienklemme den Stöpsel[2]) der Öffnung *Oe II*, so füllt sich der obere Beutel von der Arterie aus, der Kolben wird nach unten getrieben und der Inhalt des Stromuhrzylinders durch *Oe II* nach aussen entleert. Ist der Kolben am unteren Ende des Zylinders angekommen, so wird *Oe II* geschlossen, und bei der folgenden Wendung der Stromuhr ergiesst sich das arterielle Blut in den peripheren Stumpf der Arterie. Man vermeidet so, dass eine erhebliche Menge der Ringer-Lösung in die Arterie gelangt. Kommt es darauf an, gar keine Ringer-Lösung in die Blutbahn übertreten zu lassen, so kann man auch den Inhalt der Zuleitungsröhren durch die vorgesehenen Öffnungen austreten lassen und durch das einströmende Blut ersetzen.

---

1) F_1 und F_2 in Fig. 2a S. 514 Pflüger's Arch. Bd. 147.

2) Er lässt sich natürlich auch durch einen Glashahn ersetzen.

II. Aufstellung der Apparate auf der optischen Bank.

Die Anordnung von Stromuhr und Manometer auf der optischen Bank geschieht derart, dass durch eine Linse (*A A* Fig. 2) ein verkleinertes Bild der Stromuhr *St. U* in der Ebene des Manometerhebels *H* entworfen und die letztere durch eine zweite Linse *Pl* in die Filmebene projiziert wird. Die Stärke der beiden Linsen ergibt sich aus den folgenden Punkten: 1. Die Höhe der lichtempfindlichen Papierrolle beträgt 12 cm, und diese soll voll ausgenützt werden. Projiziert man den Manometerhebel *H* auf eine Entfernung von etwa 105 cm, so erhält man durch einen Mikroplanar $F = 35$ mm eine annähernd 30fache Vergrösserung. Da die Ausschläge der abzubildenden Hebelspitze auch bei den grössten Druckschwankungen weniger als 4 mm betragen, so reicht die Papierhöhe für die Registrierung aller vorkommenden Drucke aus. 2. Die Höhe der benützten Stromuhrzylinder schwankt zwischen 30 und 36 mm; diese braucht aber nicht voll abgebildet zu werden; es genügt eine um die doppelte Kolbendicke geringere Höhe, weil nur die Abbildung der oberen o d e r der unteren Fläche des Kolbens erforderlich ist. Da dessen Höhe etwa 6 mm beträgt, kommen von der Gesamthöhe des Zylinders auch beim grössten Modell nur 24 mm für die Abbildung in Betracht. Wird nun die Stromuhr durch eine Linse etwa sechsmal verkleinert in die Hebelebene *H* geworfen und das verkleinerte Bild durch den Mikroplanar 30mal vergrössert, so wird die Filmhöhe gerade voll ausgenützt. Der Kolben und seine Bewegung wird dann fünfmal vergrössert auf dem Registrierpapier abgebildet. Zur Verkleinerung wurde das Z e i s s 'sche Objektiv *A A* (altes Modell) benützt und die Stromuhr in einer Entfernung von 16 cm aufgestellt, für welche diese Linse korrigiert ist.

Zur Bequemlichkeit der Berechnung der registrierten Kurven wird man Stromuhr und Manometer so vergrössern, dass Druck und Strom durch gerade Vielfache der Einheiten dargestellt werden.

Man beginnt nach der Wahl der Linsen mit der Eichung der Stromuhr [1]) und reguliert die gewünschte Vergrösserung durch Änderung des Projektionsabstandes. Beim Manometer kann man durch Änderung der Feder- oder Hebellänge [2]) leicht den gewünschten Ausschlag erzielen.

---

1) Pflüger's Arch. Bd. 147 S. 516.
2) Pflüger's Arch. Bd. 147 S. 512 (3).

Bildet man nun auf diese Weise den Kolben ab, während er sich in verschiedenen Höhen der Stromuhr befindet, und das Objektiv AA auf den ihm zugekehrten Rand des Kolbens eingestellt ist, so erhält man Bilder von verschiedener Höhe und von wechselnder Schärfe. Benützt man einen Hartgummikolben, so sind seine Ränder nur in der Mittellage (optischen Achse) scharf, und seine Höhe scheint von hier aus nach beiden Richtungen zu wachsen. Benützt man einen Glaskolben mit eingeritzter Mantellinie, so erscheint die Linie nur in der optischen Achse einfach, bei der Entfernung aus dieser teilt sie sich in zwei, eine scharf abgebildete und eine unscharfe. Die Kanten des Kolbens erscheinen nur in der optischen Achse scharf. Diese die Ausmessung der Kurven störende Erscheinung hat ihren Grund darin, dass durch das Objektiv AA nicht ausschliesslich der vordere Rand des Kolbens abgebildet wird, sondern der ganze Kolben in perspektivischer Verkürzung, und zwar so, wie er einem in der Eintrittspupille des Objektivs liegenden Auge erscheinen würde. Um diesen Mißstand zu beseitigen, muss man das Zentrum der Perspektive ins Unendliche verlegen. Eine solche Änderung lässt sich dadurch erzielen, dass man zwischen Stromuhr und Objektiv eine Kollektivlinse L_{II} (Fig. 2) bringt, deren Brennpunkt mit der Eintrittspupille des Objektivs zusammenfällt. Eine diesem Zweck entsprechende Linse ist z. B. die Linse I des lichtstarken Sammellinsensystems für Mikroprojektion von Zeiss[1]) mit etwa 15 cm Brennweite. Die Aufstellung der Apparate gestaltet sich dann so, wie sie in Fig. 2 S. 247 skizziert ist: Lp ist eine Bogenlampe von 5 Amp. Stromstärke, deren Strahlen durch die Sammellinse L_I parallel gemacht werden und die Stromuhr StU treffen; diese ist der Linse L_{II} so weit genähert, dass sie bei der Wendung die Linse nicht berührt. Die Verbindung des Manometers (M) mit der Stromuhr zum Zweck der gleichzeitigen Registrierung von Druck und Stromstärke geschieht in der früher[2]) geschilderten Weise und ist aus Fig. 2 ersichtlich. Es wird der Seitendruck der peripheren Zuleitungsröhre Z_{II} registriert, so dass der in der Stromuhr auftretende Druckverlust bei der Bemessung der treibenden Kraft des Stromes nicht berücksichtigt werden muss.

Zur Bestimmung der angewandten Vergrösserungen bringt man an Stelle der Vorderfläche des Stromuhrkolbens einen auf Glas ge-

1) Siehe Köhler, Zeitschr. f. Mikrosk. Bd. 19 S. 417. 1902.
2) Pflüger's Arch. Bd. 147 S. 509.

ritzten Maßstab, einen zweiten in die Ebene des Manometerhebels *H* und bildet beide nacheinander oder gleichzeitig ab. Bei einem Versuch, bei welchem die Aufstellung derart erfolgte (Projektionsdistanz 105 cm), dass an der Stromuhr bei einem Durchfluss von 10 ccm die registrierte Kolbenbewegung 100 mm und am Manometer für einen Druckzuwachs von 10 cm Wasser die Ordinate 4 mm betrug, ergab sich, dass die Stromuhr 4,87 fach, der Manometerhebel 28,5 fach vergrössert wurde.

Dass die registrierten Kurven an Deutlichkeit den nach der alten Anordnung gewonnenen[1]) nicht nachstehen, zeigen die Kurven der Taf. III; sie stellen Druck und Stromstärke in der rechten Cruralis eines Hundes von 15 kg dar, und zwar zu Beginn der Adrenalinwirkung (3 Tropfen 1 : 1000). Man sieht, dass Strom- und Druckkurven sich teilweise überlagern; doch wird die Deutlichkeit des Verlaufs der einzelnen dadurch sehr wenig beeinträchtigt. Dagegen wird die quantitative Verwertung der Kurven durch die Grösse der Ausschläge nicht unwesentlich verbessert. Auch sieht man an den Druckkurven deutlich die Nebenwellen der Aortenkurve (die Vorschwingungen, den Knick im aufsteigenden Schenkel und die Inzisur), die nach Frank in der Cruralis nicht vorkommen sollen[2]).

Die dritte Kurve (*Pl*) stellt das Plethysmogramm der blossgelegten linken Cruralarterie dar, das für einen bei anderer Gelegenheit zu besprechenden Zweck aufgenommen wurde. Die Beschreibung des Plethysmographen wird gleichfalls später erfolgen.

Beim Vergleich der Strom- und Druckkurven fällt auf, dass der Anstieg der Strom- gegen die Druckkurve merklich verspätet ist, eine Erscheinung, welche auch bei der alten Anordnung der Apparate auf doppelter Bank schon bemerkt und durch den Unterschied der Empfindlichkeit von Manometer und Stromuhr erklärt wurde[3]). Damals musste nachgewiesen werden, dass die Verspätung nicht durch eine parallaktische Verschiebung der Kurven bedingt ist.

Bei diesem Versuch entspricht einem Durchfluss von 10 ccm durch die Stromuhr eine Ordinate von 70 mm und einem Druckzuwachs von 10 cm Wasser eine Ordinate von 3 mm. Die Abszisse entspricht einem Druck von 20 cm Wasser.

---

1) Pflüger's Arch. Bd. 147 Taf. IX und Bd. 162 Taf. II—V.

2) Sie sind nicht eine Folge der Adrenalinwirkung, sondern schon an der normalen Kurve ausgebildet.

3) Pflüger's Arch. Bd. 162 S. 321.

Feststellung des Stromuhrwiderstandes.

Obwohl von vornherein anzunehmen ist, dass durch die dünnen Gummibeutel keine erhebliche Vermehrung des Stromuhrwiderstandes geschaffen wird, habe ich doch eine Prüfung ausgeführt und ihr Ergebnis mit dem eines ähnlichen Versuches verglichen, der früher an einer Stromuhr ohne Trennung des Inhaltes der Zuleitungsröhren durch Gummibeutel erhalten worden war.

Zur Bestimmung des Widerstandes wurde destilliertes Wasser von Zimmertemperatur unter bekanntem, konstantem Druck durch geeichte Widerstände [1]) teils ohne, teils mit Einschaltung der Stromuhr geleitet und der Stromverlust festgestellt, der im letzteren Falle eintrat. Das Ergebnis dieser Versuche ist in Tabelle I zusammengestellt.

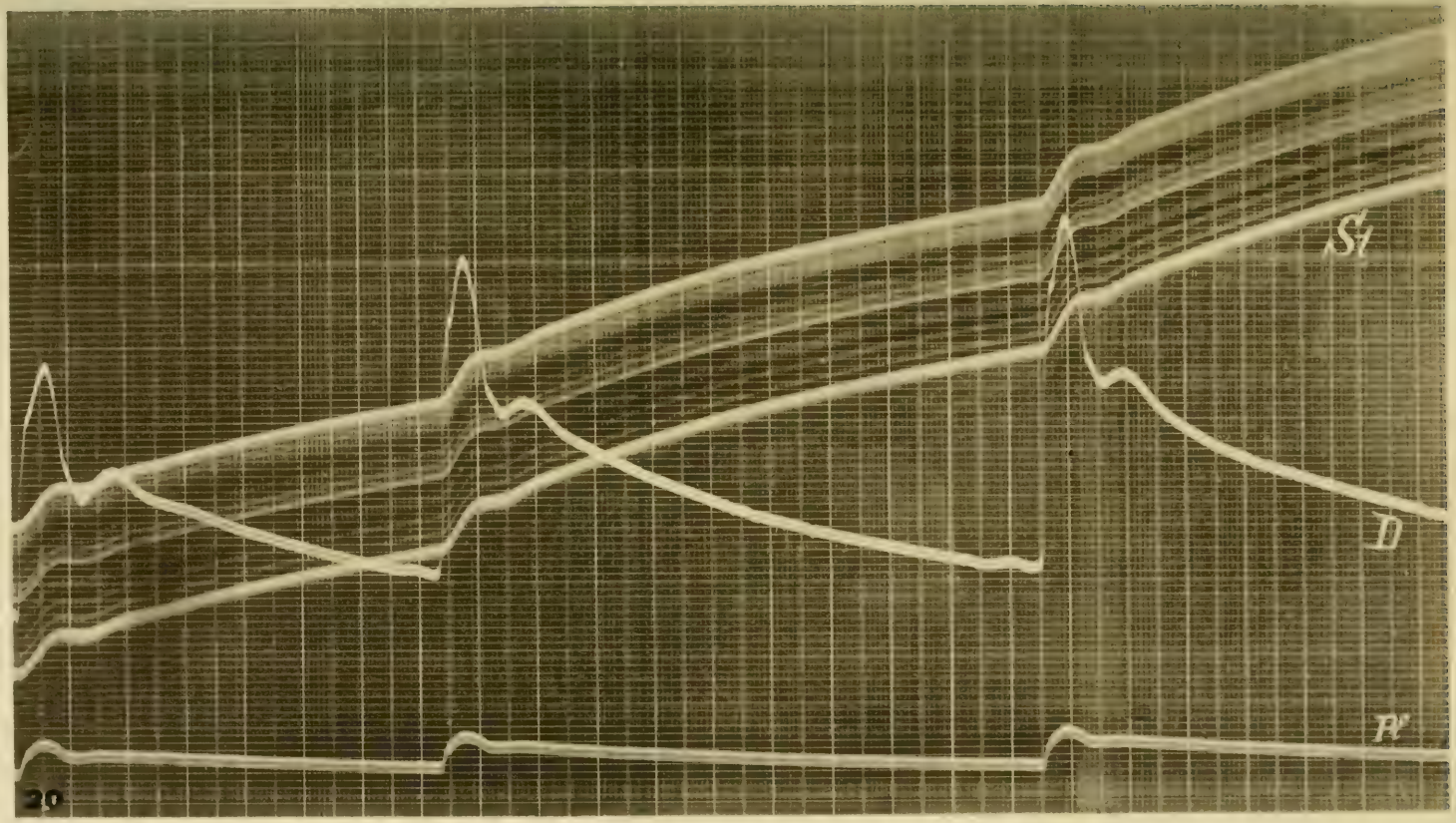
Tabelle I.

Druck (cm Wasser)	Sek.-Volum ccm	Sek.-Volum pro Druckeinheit ohne Stromuhr	Sek.-Volum pro Druckeinheit mit Stromuhr	Stromverlust %	Bemerkungen
82	1,3	0,0166	0,0157	5,4	Stromuhr mit 25 mm Kolbendurchmesser und 6 mm Kolbenhöhe. Versuch vom 7. Februar 1911. Ohne Gummibeutel.
78	2,3	0,0316	0,0295	6,7	
92	3,8	0,0445	0,0410	7,9	
80	1,3	0,0165	0,0157	4,9	Stromuhr mit 35,7 mm Kolbendurchmesser und 8,5 mm Kolbenhöhe. Versuch vom 2. September 1916. Mit Gummibeutel.
80	1,7	0,0223	0,0212	5,0	
80	2,1	0,0280	0,0265	5,4	

Die Tabelle lehrt, dass der Stromverlust etwa 5 % beträgt, und dass er bei dem Modell ohne Gummibeutel sogar etwas grösser ist. Das ist zum Teil auf die etwas grösseren Stromstärken, zum Teil aber vermutlich auf den geringeren Durchmesser des Kolbens zurückzuführen, der einen entsprechend grösseren Weg zurückzulegen hat und dadurch etwas grössere Reibung veranlasst.

In einer zweiten Versuchsreihe wurden die durch die Stromuhr veranlassten Druckverluste in folgender Weise bestimmt: Durch die Stromuhr und die angeschlossenen Widerstände wurde wiederum destilliertes Wasser geleitet. Vor der zentralen und hinter der peri-

1) Pflüger's Arch. Bd. 147 Fig. 3 S. 541. In den Versuchen der Tabelle I vom 7. Februar 1911 und vom 2. September 1916 wurden nicht die gleichen Widerstände verwendet.



Druck *(D)* und Stromstärke *(St)* in der rechten Arteria cruralis eines Hundes von 15 kg. Beginn der Adrenalinwirkung. *Pl:* Plethysmogramm der bloßgelegten linken Cruralis.

Verlag von Martin Hager, Bonn.

pheren Stromuhrkanüle (von 4 mm Durchmesser i. L.) waren T-Röhren eingeschaltet, deren freie Schenkel mit den Schenkeln eines Differentialwassermanometers verbunden waren. Dieses bestand aus einer haarnadelförmig gebogenen, senkrecht aufgestellten Röhre von 30 cm Länge, an deren Biegungsstelle ein Glashahn eingeschmolzen ist. Lässt man bei geöffnetem Hahn in das untere Drittel der Röhren Wasser eindringen und schliesst dann den Hahn, so ist der Druckverlust am Höhenunterschied der in beiden Schenkeln stehenden Flüssigkeitssäulen ohne weiteres abzulesen. Das Ergebnis dieses Versuches ist aus Tabelle II zu erkennen.

Tabelle II.

Druckverluste in der Stromuhr mit 35,7 mm Kolbendurchmesser.

Druck (cm Wasser)	Stromstärke ccm/sec	Druckverlust (cm Wasser)
80	1,3	0,9
80	1,7	1,0
80	2,1	1,5
150	2,3	1,6
150	3,2	2,5
150	4,0	3,5

Die Tabelle zeigt, dass die Druckverluste auch bei Stromstärken, wie sie in der Karotis sehr grosser Hunde nur ausnahmsweise vorkommen, recht unerheblich sind. Die durch den Widerstand der Stromuhr veranlassten Fehler können also als sehr geringfügig bezeichnet werden.

Dass die Stromuhr auch den pulsatorischen Stromverlauf richtig darstellt, ist schon früher[1]) durch besondere Versuche nachgewiesen worden.

---

1) Pflüger's Arch. Bd. 147 S. 553.

Über die Frage, ob neben dem Pepsin ein anderes Enzym, Chymosin, anzunehmen ist.

Von

C. A. Pekelharing.

Die Labwirkung auf Milch scheint so ganz und gar verschieden von der Pepsinwirkung auf Eiweissstoffe, dass man es anfänglich als selbstverständlich betrachtet hat, dass diese beiden Wirkungen zwei unter sich verschiedenen Enzymen zugeschrieben werden müssten. Im einen Fall gerinnt die Milch bei neutraler oder sehr schwach saurer Reaktion, während im anderen eine sehr deutlich saure Reaktion notwendig ist und das Eiweiss gelöst oder, wenn es sich schon in Lösung befindet, solcherart verändert wird, dass es, je länger die Wirkung dauert, allmählich schwieriger zu fällen wird.

Die weitere Forschung aber lehrte, dass der Unterschied nicht so gross ist, wie es anfangs schien.

Schon vor 20 Jahren habe ich mitgeteilt, dass allerhand Pepsinpräparate imstande sind, bei neutraler Reaktion typische Milchgerinnung hervorzurufen, auch dann, wenn das Pepsin aus einem Schweinsmagenschleimhautinfus bereitet worden war, welches mit 0,5 % HCl 5 Tage lang bei Körpertemperatur digeriert war und dabei nahezu ganz chymosinfrei geworden zu sein schien [1]).

Einige Jahre später fanden Pawlow und Parastschuk [2]), dass im Magensaft des Hundes das Vermögen, Milch festzulegen, immer mit dem proteolytischen Vermögen gleichen Schritt hält. Ausserdem hatte es sich inzwischen herausgestellt, dass proteolytische Enzyme überhaupt, von pflanzlichem oder von tierischem Ursprung, auch bei neutraler oder sehr schwach saurer Reaktion, Milchgerinnung hervorrufen können. Pawlow und Parastschuk untersuchten auch den vom Pylorusteil der Magenschleimhaut ausgeschiedenen Saft, den

1) Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 22 S. 244.
2) Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 42 S. 415.

Pankreassaft und das Ausscheidungsprodukt der Brunner'schen Drüsen beim Hund und konnten nachweisen, dass in allen diesen Säften die labende Kraft der proteolytischen nahezu proportional war. Auch fanden sie, dass die aktivierende Wirkung der Enterokinase auf Pankreassaft für beide Enzymwirkungen dieselbe war. Diese Befunde führten Pawlow und Parastschuk zu dem Schluss, dass Chymosin dasselbe Enzym ist als Pepsin, dass aber die Wirkung von den Umständen abhängig ist. Sie waren geneigt anzunehmen, dass die Gerinnung des Kaseins und die Verdauung von Eiweiss unter dem Einfluss desselben Enzyms als ein Beispiel zu betrachten sein würde von entgegengesetzter Enzymwirkung, welche nicht nur aus theoretischen Gründen postuliert, sondern auch in bezug auf Kohlehydrat- und fettspaltende Enzyme tatsächlich nachgewiesen worden war.

Ein Einwurf, gegen diese Auffassung angeführt, dass es im Handel Labpräparate gibt, welche stark labend wirken und Eiweiss nicht verdauen, stellte sich als nicht zutreffend heraus. Pawlow konnte nachweisen, dass in solchen Präparaten die verdauende Kraft nicht fehlt, sondern nur maskiert ist infolge der Anwesenheit von Beimischungen, welche mittels Verdünnung mit Salzsäure oder, besser noch, mittels Dialyse gegen Salzsäure fortgeschafft werden können.

Später haben mehrere Forscher sich mit der Frage beschäftigt; Übereinstimmung ist aber noch nicht erreicht. Insbesondere Hammarsten hat an der Auffassung, dass Pepsin und Chymosin zwei verschiedene Enzyme sind, festgehalten und dieselbe auf Grund zahlreicher, mit grösster Sorgfalt angestellten Versuche kräftig verteidigt.

Es ist nicht meine Absicht, diesen Gegenstand ausführlich und in Besonderheiten zu besprechen. Ich wünsche nur einige Beobachtungen mitzuteilen, welche auf einen Punkt Beziehung haben, der meiner Ansicht in dieser Streitfrage wichtig ist.

Weil nicht nur Infuse aus der Magenschleimhaut des Kalbes, sondern auch solche aus der des Schweines und des Hundes, auch der reine Magensaft des Hundes Milchgerinnung hervorzurufen imstande sind, hat man anfänglich natürlicherweise angenommen, dass in allen diesen Fällen das Infus oder der Magensaft neben Pepsin auch Chymosin enthielt. Es wurden aber Unterschiede gefunden, welche Bang zu dem Schluss gebracht haben, dass in Extrakten der Magenschleimhaut des Schweines und in Handelspräparaten von

Pepsin das labende Enzym vom Chymosin des Kalbes unterschieden werden muss. Er nannte es deshalb Parachymosin [1]).

Gewin hat die Richtigkeit dieser Unterscheidung nicht bestätigen können [2]). Er fand, dass der Unterschied zwischen „Chymosin" und „Parachymosin" abnimmt, je nachdem das Chymosin besser gereinigt worden ist. Bang hatte gefunden, dass Chymosin mittels Erhitzen der sehr schwach-sauren Lösung während 10 Minuten auf 70° C. unwirksam gemacht wird, indem Parachymosin bei dieser Behandlung nur wenig an Kraft verliert, dass dagegen Parachymosin durch kurz dauernde Behandlung mit Alkali viel stärker als Chymosin angegriffen wird.

Es sei mir erlaubt, einen von Gewin's hierauf bezüglichen Versuchen anzuführen.

Ein mittels 0,4% HCl hergestelltes Kalbsmageninfus wurde 24 Stunden gegen strömendes Wasser dialysiert und auf der Zentrifuge von der dabei entstandenen Fällung befreit. Ein Teil der abgegossenen Flüssigkeit wurde durch Zusatz von NaOH äusserst schwach-sauer gemacht, ein anderer Teil wurde alkalisch gemacht bis zu einem Gehalt von 0,01% NaOH und nach einer halben Stunde mit so viel HCl versetzt, dass die Reaktion wieder genau so schwach-sauer war als zuvor. Ein Teil der nicht alkalisch gemachten Flüssigkeit wurde 10 Minuten auf 70° C. erhitzt und dann sogleich abgekühlt. Bei den Gerinnungsversuchen wurde — in Übereinstimmung mit Bang — folgendes gefunden:

	Unverändert	Erhitzt	Mit Alkali behandelt
Geronnen in:	20 Sekunden	gerinnt nicht	35 Sekunden

Anders war es aber, wenn nicht das Infus, sondern das daraus in der von mir angegebenen Weise so rein wie möglich bereitete Enzym untersucht wurde. Dann wurde in zwei Versuchen gefunden:

	Unverändert	Erhitzt	Mit Alkali behandelt
I. Geronnen in:	3½ Minuten	7½ Minuten	gerinnt nicht
II. „ „	7½ „	11 „	„ „

Hier hatte also das Chymosin nach der Reinigung, in bezug auf den Einfluss von Erhitzen und von Alkali, die Eigenschaften des Parachymosins erhalten.

---

1) Pflüger's Arch. Bd. 79 S. 425.

2) Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 54 S. 53.

Gewin kam also zu dem Schluss, dass das Kalbsmageninfus Stoffe enthält, welche das Enzym gegen die schädliche Wirkung von Alkali zu beschützen imstande sind, es aber empfindlicher machen für Hitze. Er fand weiter, dass aus dem Infus aus Kalbsmagenschleimhaut das Enzym sich viel schwieriger reinigen lässt als aus demjenigen der Schweinsschleimhaut, und schreibt es diesem Umstande zu, dass es ihm nicht immer zu bewirken gelang, dass das Chymosin des Kalbes die Eigenschaften des Parachymosins annahm.

Auch aus einem Handelspräparat, Van Hasselt's Lab, konnte er ein Enzym herstellen, welches, je besser es gereingt war, desto mehr, in bezug auf Alkaliwirkung und auf Erhitzung, sich dem Parachymosin näherte.

Aus seinen in mehreren Richtungen fortgesetzten Versuchen folgerte Gewin, dass der Bestandteil von Magenschleimhautextrakten und von Magensaft, welcher Milch zur Gerinnung bringen kann, dasselbe Enzym ist: Pepsin, welches unter anderen Verhältnissen proteolytische Wirkung zeigt, und dass das Enzym im Kalbsmageninfus infolge von Verunreinigungen, welche es bis jetzt nicht völlig zu entfernen gelang, nur scheinbar von Pepsin anderer Herkunft verschieden ist.

Van Dam, der sich eingehend mit diesem Gegenstand beschäftigt hat, hat sich der Gewin'schen Auffassung angeschlossen [1]). Andere Forscher aber halten den Beweis, dass im Kalbsmageninfus Stoffe enthalten sind, welche die Eigenschaften und die Wirkung zu ändern vermögen, für keineswegs geliefert.

Rakoczy gibt zu, dass Pepsin ebenso wie Chymosin imstande ist, Milch zur Gerinnung zu bringen, und dass bei vielen Tieren „die milchkoagulierende Wirkung (Parachymosin) dem Pepsin angehört und unzertrennlich mit der eiweissverdauenden Wirkung verbunden ist“ [2]). Die Magenschleimhaut des Kalbes aber liefert, seiner Meinung nach, neben Pepsin auch Chymosin, ein Enzym, welches sicher nicht als verunreinigtes Pepsin betrachtet werden darf.

Hammarsten lässt die Frage, ob das Pepsin selbst auch die Milch koagulieren kann, offen [3]). In bezug hierauf erlaube ich mir zu bemerken, dass, wie ich oben schon in Erinnerung gebracht

1) Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 64 S. 316.
2) Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 84 S. 334.
3) Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 94 S. 323.

habe, möglichst gereinigtes Pepsin vom Hund oder vom Schwein, in neutraler Lösung mit Milch gemischt, Gerinnung hervorruft. Im Laufe der Jahre habe ich mich öfters von der Richtigkeit dieser Beobachtung aufs neue überzeugt. Ebenso wie das Lab aus dem Kalbsmagen wirkt das Pepsin bei neutraler Reaktion in gleicher Konzentration nicht so schnell wie bei saurer, sonst wird aber das Kasein in ganz derselben Weise verändert. Es gibt, wie ich glaube, keinen einzigen Grund für die Annahme, dass die Wirkung irgendeinem anderen trotz der Reinigung dem Pepsin anhaftendem Enzym zugeschrieben werden muss. Alles, was von Parachymosin gesagt ist, hat, wie auch Rakoczy annimmt, für Pepsin Geltung. Ich führe hier ein Beispiel an:

10,5 mg aus dem Magen des Hundes bereitetes Pepsin wurde fein zerrieben, in 10,5 ccm 0,9 %iger Kochsalzlösung aufgenommen. Das Pepsin löst sich dabei nur teilweise, die Mischung war aber wohl gleichmässig genug, dass beim Abmessen mit der Pipette erhebliche Fehler ausgeschlossen werden konnten. 1 ccm — also 1 mg Pepsin, — mit 10 ccm Milch bei 32° C. vermischt, verursachte in 21 Minuten vollständige Gerinnung, indem 1 ccm mit 9 ccm 0,1 %igem HCl und 50 mg Karminfibrin in 15 Minuten so viel Fibrin gelöst hatte, dass beim Vergleich mit einer willkürlichen Verdauungslösung von Karminfibrin, der Grützner'sche Kolorimeter Teilstrich 4 anwies.

Die noch übrige Flüssigkeit — 8,5 ccm — wurde jetzt mit sechs Tropfen $\frac{n}{10}$-Natronlauge alkalisch gemacht und 15 Minuten später mit $\frac{n}{10}$-Salzsäure genau neutralisiert, mit Lackmus als Indikator. Hiervon wurden 2 ccm bei 32° C. mit 10 ccm Milch vermischt und 2 ccm mit 50 mg Karminfibrin in 8 ccm 0,1 %igem HCl 15 Minuten digeriert und nach der Filtration mit derselben Vergleichslösung wie zuvor im Kolorimeter beobachtet. Die Milch zeigte nach $2^1/_4$ Stunden anfangende Gerinnung und war erst nach 4 Stunden vollständig geronnen, indem der Kolorimeter Teilstrich 1,3 anwies. Die verdauende Kraft hatte also, infolge der Alkaliwirkung bis auf $^1/_6$ abgenommen, die labende Kraft, welche nicht genau zu bestimmen war, nur wenig mehr, in Übereinstimmung mit der wohlbekannten Erfahrung, dass bei neutraler Reaktion die Gerinnungszeit bei Verdünnung der Enzymlösung mehr verlängert wird, als der Konzentrationsabnahme entspricht, und zwar wie Van Dam es wahrscheinlich gemacht hat, infolge der schädlichen Einwirkung der Hydroxylionen der Milch auf das Enzym; Zusatz einer sehr geringen Säuremenge, bevor das Enzym mit der Milch gemischt wird, verbessert die Wirkung [1]).

1) Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 64 S. 316.

Aus diesem Beispiel geht hervor, dass die beiden Wirkungen des Pepsins durch Alkali in gleichem Maasse geschädigt werden. Bei längerer Einwirkung des Alkalis würden die verdauende und die labende Kraft ganz verloren gegangen sein.

Dass die Magenschleimhaut des Hundes und des Schweines kein „typisches Chymosin" liefert, gibt Hammarsten selbst zu. Soweit mir bekannt ist, hat man für die Annahme, dass das in der von mir angegebenen Weise gereinigte Pepsin irgendein anderes chymosinähnliches Enzym enthalten würde, niemals einen Grund angeführt. Bedenkt man dabei, dass auch die Bildung von Parakasein aus Kasein auf Hydrolyse beruht, wie es insbesondere von Frl. Van Herwerden betont worden ist[1]), so ist, wie es mir scheint, die Hypothese, dass es nicht das Pepsin, sondern ein anderes Enzym im Mageninfus des Schweines oder im Magensaft des Hundes ist, welches die Gerinnung der Milch verursacht, nicht wohl zu verteidigen.

Die Gründe, auf welche die Existenz eines von Pepsin verschiedenen Chymosin angenommen wird, beruhen dann auch ausschliesslich auf an Infusen oder daraus hergestellten Präparaten von Kalbsmagen erhaltenen Befunde. In mehrfacher Weise ist es möglich, solche Infuse derartig zu beeinflussen, dass entweder die eiweissverdauende oder die labende Wirkung so gut wie ganz verschwindet, während die andere erhalten bleibt.

Pawlow, Gewin, Van Dam und andere halten dafür, dass das Verschwinden der einen Wirkung, während die andere sich noch nachweisen lässt, der Anwesenheit von Verunreinigungen zugeschrieben werden muss. In gewissen Fällen ist die Richtigkeit dieser Auffassung nachzuweisen. Die im Handel vorkommenden Labpräparate verdauen Eiweiss kaum oder gar nicht. Werden sie aber gegen verdünnte Salzsäure dialysiert, so werden ihnen Beimischungen entzogen, und es kommt die verdauende Wirkung ans Licht. Hier ist also der Grund für die Annahme zweierlei Enzyme hinfällig. Das Handelslab kann ebensogut Eiweiss verdauen als Milch laben, wenn es nur von Stoffen, welche der Verdauung entgegenwirken, von Salzen zum Beispiel, welche die Schwellung des Eiweisses unter dem Einfluss der Säure hindern[2]), befreit wird.

In anderen Fällen aber hat man die Richtigkeit der Annahme, die Aufhebung einer der zwei Wirkungen würde dem Einfluss von

1) Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 52 S. 184.

2) Vgl. Ringer, Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 95 S. 227.

Beimischungen zuzuschreiben sein, nicht nachweisen können. In seiner letzten Mitteilung[1]) hat Hammarsten noch sehr wichtige Beobachtungen veröffentlicht über sehr wenig feste Stoffe enthaltende Enzymlösungen aus der Magenschleimhaut des Kalbes, welche durch Behandlung mit Alkali die eiweissverdauende Kraft beinahe ganz verloren hatten, während die labende Kraft kaum verringert wurde — Beobachtungen, welche Hammarsten völlig unerklärlich erachtet, wenn man annimmt, dass die Lösung nur ein einziges Enzym enthält.

Dennoch können, wie es mir scheint, diese und andere von Hammarsten angeführten Befunde auch noch nicht als für die Dualität von Pepsin und Chymosin beweisend betrachtet werden, weil sie sich auf Infuse aus der Magenschleimhaut des Kalbes beziehen, aus welchen das Enzym, Pepsin wenigstens, bei weitem nicht so rein zu erhalten ist, wie das beim Pepsin des Hundes und des Schweines der Fall ist. Dass es Stoffe gibt, welche auch in sehr geringer Menge einen deutlichen Einfluss auf die Wirkung eines Enzyms auszuüben imstande sind, ist ja nicht zu bezweifeln. In bezug auf Pepsin hat Geselschap davon vor kurzer Zeit noch ein Beispiel mitgeteilt[2]).

Wie ich schon bemerkt habe, ist es nur Schein, dass die Labpräparate des Handels pepsinfrei sein sollten. Sobald die störenden Beimischungen entfernt sind, kommt die verdauende Kraft ans Licht. Andererseits scheint es, wie Hammarsten schon vor längerer Zeit gefunden hat, möglich, Pepsin wenigstens nahezu vollständig chymosinfrei zu machen, wenn nämlich die Lösung während einiger Zeit auf oder ein wenig über Körpertemperatur erhitzt wird. Ich werde jetzt einige Beobachtungen mitteilen, aus welchen, wie ich glaube, hervorgeht, dass auch dieses nur Schein ist.

Auch vom Schwein herstammende Pepsinlösungen verlieren, wenn sie während einiger Zeit auf Körpertemperatur erwärmt werden, das Labungsvermögen. Eben deshalb überraschte es mich, dass aus 5 Tage bei Körpertemperatur mit 0,5 % HCl digerierter Magenschleimhaut bereitetes Pepsin kräftig labend wirkte, während die Digestionsflüssigkeit, aus welcher es sich ausgeschieden hatte, das labende Vermögen beinahe ganz verloren hatte.

Später zeigte Van Dam[3]), dass auch das gereinigte Schweinspepsin beim Erhitzen auf 42° C. die labende Kraft beinahe völlig

1) Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 94 S. 291.
2) Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 94 S. 223.
3) Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 64 S. 316.

verliert, während die eiweissverdauende Kraft nur sehr wenig verringert wird. Dass aber auch hier von einer Trennung von Chymosin und Pepsin nicht die Rede sein konnte, stellte sich heraus, als er die digerierte Lösung halb mit Ammonsulfat sättigte und den dabei erhaltenen Niederschlag mittels Dialyse gegen 0,2 % HCl von Salz befreite. Die Enzymlösung hatte jetzt die labende Kraft zurückbekommen. Hieraus geht also hervor, dass bei der Digestion auf 42° C. labungswidrige Stoffe gebildet werden, welche mittels Halbsättigen mit Ammonsulfat nicht oder unvollständig zu fällen sind.

Ich habe untersucht, ob es sich auch in bezug auf das Infus aus Kalbsmagenschleimhaut nachweisen lässt, dass die in diesem Fall durch Erhitzung verursachte Trennung von Pepsin und Chymosin nur scheinbar ist. Zu dem Ende habe ich versucht, das Infus, wenn die labende Kraft infolge von Erhitzung erheblich geschwächt war, von vielleicht gebildeten labungswidrigen Stoffen zu befreien. Mittels Dialyse gegen Wasser oder gegen Salzsäure gelang mir das nicht; ebensowenig erreichte ich meinen Zweck durch Fällung des Enzyms mittels Bleiessig und Ammon. Sättigung des Infuses mit Ammonsulfat hatte aber besseren Erfolg.

Ich verfuhr folgenderweise:

Die zerschnittene Magenschleimhaut eines neugeborenen Kalbes wurde in einem kühlen Zimmer mit 1 Liter 0,2 %iger Salzsäure hingesetzt. Am folgenden Tage wurde ein kleiner Teil der Flüssigkeit abpipettiert und mit dem gleichen Volum 0,1 % HCl verdünnt. Von dieser Flüssigkeit wurde erstens die labende Kraft bestimmt durch Mischung von 1 ccm mit 10 ccm zuvor auf 38° C. gebrachter Milch. Zweitens wurde nach der Grützner'schen Methode in der von Geselschap beschriebenen Weise[1]) die verdauende Kraft bestimmt. Immer wurden 50 mg Karminfibrinpulver mit 9 ccm 0,1%iger HCl nach wenigstens 10 Minuten Stehen, damit das Fibrin die Zeit hatte, vollständig zu schwellen, mit 1 ccm der zu prüfenden Lösung gemischt. Jede Minute wurde das mit dem Daumen geschlossene Röhrchen einmal umgedreht, um das Fibrin gleichmässig mit dem Pepsin in Berührung zu bringen. Nach 10 bis 15 Minuten, je nachdem die Temperatur der Umgebung höher oder niedriger war, wurde die Verdauung mittels Filtration durch Glaswolle unterbrochen. Zu gleicher Zeit wurden 50 mg Karminfibrin ganz in derselben Weise

1) Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 94 S. 207.

mit 1 ccm einer Schweinspepsinlösung in 0,1 % HCl, welche auf 1 ccm 0,1 mg Pepsin enthielt, verdaut. 0,5 mg dieses Pepsins in 10 ccm 0,2 %iger HCl verdaute, nach der Mett'schen Methode untersucht, in 24 Stunden 5,5 mm. Nach dem Filtrieren durch Glaswolle wurden beide Lösungen mit einer verdauten Karminlösung willkürlicher Konzentration im Grützner'schen Kolorimeter verglichen. Auf diese Weise konnte der Pepsingehalt in einem bestimmten Maasse ausgedrückt werden. Nach je 4 oder 5 Tagen wurde eine neue 0,1 %ige Pepsinlösung in 0,2 % HCl gemacht. Vor dem Gebrauch wurde 1 ccm hiervon mit 9 ccm 0,1 %igem HCl verdünnt. Das Pepsin wurde im Exsikkator im Dunkeln aufbewahrt. Ich konnte mich deshalb darauf verlassen, dass der Pepsingehalt immer in demselben Maasse ausgedrückt wurde.

Nachdem die Magenschleimhaut mit Salzsäure einen Tag an einem kühlen Ort gestanden hatte, wurde die Flüssigkeit, bisweilen nach Kolieren, meistens mit der Schleimhaut, auf 38° C. gebracht. War die Schleimhaut mit der Flüssigkeit in Berührung gelassen, so war sie bald ganz verdaut. Täglich, oder jeden zweiten Tag, wurde die labende und die verdauende Kraft bestimmt. Immer sank die erstere viel schneller und mehr als die zweite, wenn auch das Herabsinken im einen Fall viel beträchtlicher war als im andern. Nach einigen Tagen wurde die Flüssigkeit durch zusammengepressten Filtrierpapierbrei abgesogen. Dieses Filtrat wurde, bisweilen nach Dialyse gegen destilliertes Wasser, mit Ammonsulfat gesättigt. Wenn auch gereinigtes Pepsin durch Halbsättigen mit Ammonsulfat vollständig gefällt wird, gelingt dies, wie ich früher mitgeteilt habe, nicht, wenn die Lösung viel Albumosen enthält. Aus dem Kalbsmageninfus konnte ich sogar, auch nach vollständiger Sättigung mit Ammonsulfat, nicht immer ein klares Filtrat erhalten. Der Niederschlag, welcher jetzt in 0,1 % HCl gelöst und gegen Salzsäure derselben Konzentration dialysiert wurde, enthielt also keineswegs alles Enzym, welches in der Verdauungslösung enthalten war. Aus dem Verhältnis der labenden und der verdauenden Kraft konnte aber beurteilt werden, ob die Chymosinwirkung tatsächlich so stark verringert war, wie es aus der Prüfung des erwärmten Infuses hervorzugehen schien.

Ich lasse hier einige Ergebnisse folgen:

Frisch bereitetes Infus. 10 ccm mit 10 ccm 0,1 %igem HCl. Hiervon: 1 ccm mit 10 ccm Milch; nach einigen Sekunden geronnen.

1 ccm mit 50 mg Karminfibrin und 9 ccm 0,1 %iger HCl; Kolorimeter 6,0. 1 ccm 0,1 %iges Pepsin mit 50 mg Karminfibrin und 9 ccm 0,1 %iger HCl; Kolorimeter 5,7.

Das verdünnte Infus besitzt also die verdauende Kraft einer Lösung von etwas mehr als 0,1 mg Pepsin per Kubikzentimeter. Das Infus auf 38° C. erwärmt, nach 6 Tagen filtriert. 460 ccm des klaren Filtrates 24 Stunden gegen destilliertes Wasser dialysiert. Hiervon 10 ccm mit 10 ccm 0,1 %iger HCl verdünnt. 1 ccm mit 10 ccm Milch; nach 3 Stunden nicht geronnen. 1 ccm mit 50 mg Karminfibrin und 9 ccm 0,1 %iger HCl; Kolorimeter 1,8. 1 ccm 0,1 %iges Pepsin mit 50 mg Karminfibrin und 9 ccm 0,1 %iger HCl; Kolorimeter 3,3.

Das dialysierte Infus enthielt also per Kubikzentimeter 0,055 mg Pepsin.

450 ccm mit Ammonsulfat gesättigt. Der Niederschlag wurde in 0,1 % HCl gelöst und gegen Salzsäure derselben Konzentration dialysiert. Die filtrierte, salzarme Lösung wurde mit 0,1 % HCl so weit verdünnt, dass 1 ccm wieder eine verdauende Kraft 0,055 mg Pepsin entsprechend, zeigte.

Jetzt verursachte 1 ccm mit 10 ccm Milch vollständige Gerinnung in 21 Minuten.

Infus 10 Tagen bei 38° C. digeriert, dann filtriert und gegen destilliertes Wasser dialysiert. 1 ccm der mit dem gleichen Volum 1 %iger HCl verdünnten Flüssigkeit legt 10 ccm Milch in 40 Minuten fest. Pepsingehalt 0,081 mg.

475 ccm der dialysierten Flüssigkeit mit Ammonsulfat gesättigt. Der Niederschlag (viel Verlust beim Filtrieren) in gewohnter Weise in 0,1 % HCl aufgenommen und dialysiert. Volum 220 ccm. Während 1 ccm dieser mit 1 Vol. 0,1 %iger HCl verdünnter Lösnng eine verdauende Kraft zeigte, nur 0,048 mg Pepsin per Kubikzentimeter entsprechend, machte 1 ccm 10 ccm Milch in 75 Sekunden gerinnen.

Frisch bereitetes Infus. Gerinnungszeit und Verdauungsvermögen in der üblichen Weise bestimmt resp. 15 Sekunden und 0,12 mg Pepsin. Nach zwölftägiger Erwärmung auf 38° C., 7½ Minute und 0,093 mg Pepsin. Die Flüssigkeit 24 Stunden auf 45° C. erwärmt. Jetzt war die Gerinnungszeit 1½ Stunde und der Pepsingehalt 0,066 mg.

Ohne vorhergehende Dialyse wurde das Infus mit Ammonsulfat gesättigt. Der Niederschlag, wovon viel verloren ging, aufgelöst und von Salz befreit, zeigte eine verdauende Kraft, welche nur 0,05 mg Pepsin entsprach. War also bei der Erhitzung wirklich so viel Chymosin zerstört worden, als es bei der Prüfung des Infuses den Anschein hatte, so müsste die Gerinnungszeit beträchtlich länger als 1½ Stunde erwartet werden. Die Milch war aber in 52 Minuten vollständig geronnen.

Infus 5 Tage bei 38° C. digeriert. Gerinnungszeit 30 Minuten. Pepsingehalt per Kubikzentimeter 0,1 mg.

Infus filtriert und 200 ccm mit Ammonsulfat gesättigt. Der Niederschlag in 0,1 %iger Salzsäure gelöst und von Salz befreit. Gerinnungszeit 5 Minuten einem Pepsingehalt von 0,107 mg entsprechend.

760 ccm eines 9 Tage auf 38° C. erwärmten, dann filtrierten, gegen destilliertes Wasser dialysierten und nochmals filtrierten Infuses, welches erst nach $3^3/_4$ Stunden Gerinnung hervorruft und eine verdauende Kraft 0,064 mg Pepsin per Kubikzentimeter entsprechend besitzt, wird mit Bleiessig und Ammoniak behandelt. Der Niederschlag wird mittels Oxalsäure zersetzt und die abfiltrierte Flüssigkeit gngen strömendes Leitungswasser bis zur schwach-sauren Reaktion dialysiert. Das Volum der dialysierten und filtrierten Lösung beträgt 37 ccm. 5 ccm derselben werden mit 5 ccm 0,1 %iger HCl verdünnt. Darin entspricht der Pepsingehalt 0,147 mg per Kubikzentimeter, während 1 ccm mit 10 ccm Milch nach 12 Minuten einen Anfang von Gerinnung hervorruft, welche erst nach 18 Minuten vollständig ist. Die labende Kraft ist also der verdauenden gegenüber sehr gering. 25 ccm der Lösung werden mit Ammonsulfat gesättigt. Die in der üblichen Weise behandelte Lösung des Niederschlages wird mit 0,1 % HCl bis zu 25 ccm angefüllt. Von der so erhaltenen Lösung werden 5 ccm mit 5 ccm 0,1 %iger HCl verdünnt. Jetzt ist die Gerinnungszeit 340 Sekunden während die verdauende Kraft 0,124 mg Pepsin per Kubikzentimeter entspricht.

Aus diesen Befunden muss, wie es mir scheint, gefolgert werden, dass bei der Erwärmung auf Körpertemperatur nicht Chymosin, im Gegensatz zu Pepsin, zerstört wird, sondern dass die Einwirkung auf Kasein hindernde Stoffe gebildet werden, Stoffe, welche von Bleiessig und Ammoniak mit dem Enzym gefällt, mittels Dialyse gegen Wasser oder Salzsäure nicht oder nur sehr unvollständig entfernt werden, beim Fällen des Enzyms mit Ammonsulfat aber zum grössten Teil gelöst bleiben. Man würde anders genötigt sein anzunehmen, dass bei der Behandlung mit Ammonsulfat neues Chymosin gebildet würde. Obgleich, wie aus den Pepsinbestimmungen hervorgeht, das eine Mal viel, das andere weniger Enzym verloren geht, ist ja immer die Einwirkung des mittels Ammonsulfat gereinigten Enzyms auf Milch kräftiger als vor der Reinigung, wenn auch die Reinigung des Enzyms aus Kalbsmagenschleimhaut immer noch viel zu wünschen übrig lässt. Bei der Annahme, dass die Gerinnung der Milch demselben Enzym, Pepsin, zuzuschreiben ist, das auch Eiweis zu verdauen imstande ist, sind die hier mitgeteilten Beobachtungen erklärlich. Man braucht dabei nur in Betracht zu ziehen, dass die beiden Wirkungen unter sehr verschiedenen Verhältnissen stattfinden. Bei der Gerinnung wird, bei neutraler oder sehr schwach-saurer Reaktion, aus einem ganz eigentümlichen Eiweisskörper, Kasein, Parakasein gebildet; bei der Verdauung dagegen werden, bei einem viel grösseren Überschuss von H-Ionen, Eiweissstoffe sehr verschiedener Art in Albumosen gespalten. Man braucht sich darüber nicht zu

wundern, dass die Wirkung des Enzyms in einem Fall von Beimischungen gehemmt wird, welche im anderen unschädlich sind.

Bei der Annahme von zwei unter sich verschiedenen Enzymen scheint es mir nicht recht begreiflich, wie in den verschiedenen Versuchen eine Vermehrung der Chymosinmenge zustande gekommen sein kann.

Die Zuverlässigkeit der Bestimmungen der labenden und der verdauenden Kraft scheint mir für die aus den Versuchen gezogenen Folgerungen genügend. Zwar wurde jeden Tag andere Milch für die Gerinnungsprobe gebraucht. Daraus können aber nur kleine Unterschiede hervorgehen. Bei der nahezu täglichen Prüfung der erwärmten Infuse wurden nur einzelne Male Störungen in der Regelmässigkeit der Verringerung der labenden Kraft beobachtet. Zudem waren diese Störungen sehr geringfügig im Vergleich mit den oben erwähnten grossen Unterschieden. Durch Verdünnen der zu prüfenden sauren Lösungen mit dem gleichen Volum 0,1 % HCl wurde dafür Sorge getragen, dass beim Vermischen von 1 ccm mit 10 ccm Milch einigermaassen in Betracht kommenden Schwankungen im Gehalt an H-Ionen nicht vorkamen. Die Milch und auch die Enzymlösung wurden immer auf 38° C. vorgewärmt und sogleich nach dem Zusatz gut gemischt.

Für die Pepsinbestimmung genügt die Grützner'sche Methode sicher den Anforderungen, welche in bezug auf Genauigkeit bei Versuchen, wie die hier beschriebenen, zu stellen sind. Auch hierbei kamen unerwartete Abweichungen sehr selten vor und dann noch in unbedeutendem Maasse. Öfters habe ich die Resultate durch Anwendung der Mett'schen Methode kontrolliert und immer sehr befriedigende Übereinstimmung gefunden. Das als Standard gebrauchte Pepsin wurde immer demselben Vorrat entnommen und genau ebenso lange Zeit und in derselben Weise mit demselben Karminfibrin in Berührung gelassen.

Die Frage, ob man das Recht hat, Pepsin und Chymosin als zwei verschiedenartige Enzyme zu betrachten, ist selbstverständlich mit dem oben Gesagten nicht entschieden. Die sehr interessanten Beobachtungen Hammarsten's sind wohl, von dem unitarischen Standpunkt betrachtet, augenblicklich nicht in befriedigender Weise zu erklären. Dennoch darf es nicht unberücksichtigt bleiben, dass das von Hammarsten aus der Magenschleimhaut des Kalbes bereitete Enzym sicher nicht so gut gereinigt war als das beim Pepsin

des Hundes und des Schweines möglich ist, welches sich im Dialysator in durchsichtigen, anscheinend homogenen Kügelchen absetzt, während das Enzym des Kalbes sich in klebrigen Flocken ausscheidet.

Hammarsten fand, dass ein von Alkali geschädigtes Enzym, welches Fibrin so gut wie nicht verdaute, Milch aber in kurzer Zeit festlegte, in einer 0,03 %igen Lösung von HCl Kasein viel kräftiger in Albumosen spaltete als bei neutraler Reaktion und schliesst daraus, dass das Enzym keine Verunreinigungen enthielt, welche bei saurer Reaktion die proteolytische Wirkung hinderten. Darf man aber die Wirkung des Enzyms auf Kasein mit derjenigen, bei viel stärker sauren Reaktion, auf Fibrin oder Hühnereiweiss gleich setzen? Ich glaube, dass die Untersuchungen von Van Dam[1]) zu einer verneinenden Antwort auf diese Frage Veranlassung geben.

Es scheint mir kaum zu bestreiten zu sein, dass Pepsin und auch andere proteolytische Enzyme bei neutraler oder schwachsaurer Reaktion aus Kasein Parakasein bilden können. In mehr als einer Hinsicht, auch in den hier beschriebenen Versuchen, hat es sich herausgestellt, dass man aus abweichenden Erfahrungen beim Enzym des Kalbes unrichtigerweise geschlossen hat, dass dieselbe Wirkung auch noch von einem andersartigen Enzym verursacht werden kann. Die Vermutung, dass jetzt noch nicht erklärte Abweichungen in bezug auf dieses Enzym Verunreinigungen zugeschrieben werden müssen, ist, meiner Ansicht nach, bei dem gegenwärtigen Stand der Kenntnis nicht von der Hand zu weisen.

1) Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 61 S. 147, Bd. 64 S. 316, Bd. 79 S. 247.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Marburg.)

Über das Haften von Stärke an Flüssigkeitsgrenzen.

I.

Versuche an Stärkekörnern.

Von

F. B. Hofmann.

(Mit 1 Textfigur.)

In zwei früheren Mitteilungen [1]) hatte ich das Haften fester Substanzen an der Grenze zweier Flüssigkeiten genauer studiert und auf die verschiedenen Formen hingewiesen, in denen dieser Vorgang in Erscheinung tritt. Das Haften selbst lässt sich auf die Benetzungsformel von Quincke zurückführen, die in einer von des Coudres gegebenen Ableitung auch schon von Rhumbler auf den gleichen Fall angewendet worden war (vgl. meine erste Mitteilung, S. 388 ff.). In Fig. 1 seien *1* und *2* zwei aneinandergrenzende Flüssigkeiten, *3* ein fester Körper, welcher der Flüssigkeit *1* mit einer ebenen Fläche anliegt, σ_{12} sei die Grenzflächenspannung der Flüssigkeiten *1* und *2*, σ_{13} beziehentlich σ_{23} seien die Grenzflächenspannungen zwischen Flüssigkeit *1* beziehentlich *2* und dem festen Körper *3*. Ist $\sigma_{12} + \sigma_{23} > \sigma_{13}$ oder anders geschrieben: $\sigma_{12} > \sigma_{13} - \sigma_{23}$, so besitzt nach Quincke der Randwinkel, unter dem die Füssigkeitsgrenze an den festen Körper anstösst, einen reellen, von Null verschiedenen Wert, und der feste Körper wird

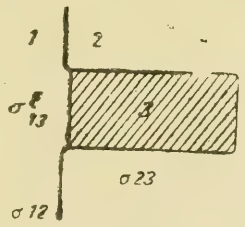


Fig. 1.

1) Versuche über Benetzung und das Haften fester Partikel an der Grenze zweier Flüssigkeiten. Zeitschr. f. physik. Chemie Bd. 83 S. 385. 1913. — Versuche über Benetzung, Emulsion, Agglutination und verwandte Erscheinungen. Zeitschr. f. Biol. Bd. 63 S. 386. 1914.

bei Abwesenheit äusserer auf ihn einwirkender Kräfte an der Flüssigkeitsgrenze festgehalten. Ist $\sigma_{12} = \sigma_{13} - \sigma_{23}$, dann erhält der Randwinkel den Wert Null, ist $\sigma_{12} < \sigma_{13} - \sigma_{23}$, so ist kein Randwinkel möglich. In diesen beiden Fällen wird die Flüssigkeit *1* vollständig durch die Flüssigkeit *2* von der Oberfläche des festen Körpers verdrängt, der feste Körper wird durch die Flüssigkeit *2* benetzt. Freundlich (Kapillarchemie, S. 18) bezeichnet dies speziell als vollständige Benetzung durch die Flüssigkeit *2* und nennt den ersterwähnten Fall, in dem beide Flüssigkeiten an den festen Körper mit einem von Null verschiedenen Randwinkel anstossen, teilweise Benetzung. In diesem letzteren Falle wird der feste Körper durch eine Kraft an der Flüssigkeitsgrenze festgehalten, welche dem Wert $\sigma_{12} - (\sigma_{13} - \sigma_{23})$, der Grenzadhäsion des festen Körpers, proportional ist. Diese ist bei vielen Stoffen so gross, dass dieselben, wenn man sie fein gepulvert mit zwei Flüssigkeiten schüttelt, quantitativ an der Grenze festgehalten werden. Ist dagegen die Grenzadhäsion nur gering, dann kann es vorkommen, dass nur ein Teil des Pulvers an der Flüssigkeitsgrenze hängen bleibt, während der andere Teil durch die Schwere oder durch die Stösse beim Schütteln in die besser adhärierende Flüssigkeit hineingetrieben wird. Dabei sind, wie ich in der ersten Mitteilung, S. 391, auseinandergesetzt habe, auch Grösse und Form der einzelnen Partikel und sonstige Nebenumstände für das Haften von Bedeutung. Man kann sich dies klarmachen an dem bekannten, hierher gehörigen Versuch, eine eingefettete Nadel auf Wasser schwimmen zu lassen. Dies gelingt ganz wohl, wenn man die Nadel der Länge nach vorsichtig auf die Wasseroberfläche legt. Wenn man sie aber auf das Wasser auffallen lässt, oder wenn man sie mit der Längsrichtung senkrecht zur Wasseroberfläche mit dieser in Berührung bringt, sinkt sie ins Wasser ein.

Die Grenflächenspannung eines in einer Flüssigkeit suspendierten festen Teilchens hängt nun nicht allein von der Natur der sich berührenden Stoffe ab, sondern auch vom Vorhandensein oder Fehlen einer elektrischen Ladung der Teilchen. Ändert sich die Ladung der Partikel, so ändern sich demnach auch die Benetzungsverhältnisse. Diese werden daher nicht etwa ein für allemal durch die Grenzflächenspannung der elektrisch neutralen Partikel gegen die Flüssigkeit, sondern durch die im gegebenen Augenblick wirklich vorhandene Grenzflächenspannung bestimmt. Besitzen die Werte für σ in der

obigen Formel diese Bedeutung, so gibt die Formel die allgemeine Bedingung für das Haften eines Körpers an der Grenze zweier flüssiger Phasen — allgemeiner: an der Grenze zweier Phasen überhaupt — wieder, in der auch die Verhältnisse, die bei einer Änderung der elektrischen Ladung auftreten, mit enthalten sind. Allerdings erwächst der Forschung daraus die Aufgabe, im Einzelfalle noch besonders festzustellen, inwieweit eine Änderung der Grenzadhäsion bei einem bestimmten Eingriff auf eine Änderung der elektrischen Ladung zurückzuführen ist.

Das Haften fester Partikel an Flüssigkeitsgrenzen führt je nach dem Mengenverhältnis der Flüssigkeiten und des Pulvers zu äusserlich ganz verschiedenen Erscheinungen. Nimmt man von den beiden Flüssigkeiten eine reichliche, vom Pulver nur eine mässige Menge, so sammelt sich das Pulver, sofern es gut an der Grenze haftet, dort in Form eines Mantels an, welcher die der Gefässwand (zum Beispiel dem Glasröhrchen) weniger adhärierende Flüssigkeit ganz einhüllt. Beispiele dafür ergeben: Mennige an der Grenze von Wasser und Chloroform, Zinnober an der Grenze von Wasser und Benzol und verschiedene andere. Nimmt man sehr viel Pulver und schüttelt es mit beiden Flüssigkeiten heftig durch, so zersprengt man die umhüllte Flüssigkeit in Tropfen, deren jeder von einem Pulvermantel umgeben ist. Dieser verhindert die Tropfen mehr oder weniger lange am Zusammenfliessen, und zwar um so länger, je dichter er ist, und je geringer die Adhäsion des Pulvers an die umhüllte Flüssigkeit ist. Man kann so die umhüllte Flüssigkeit in eine Emulsion verwandeln, die lange haltbar ist, zum Beispiel Chloroform oder Benzol in Wasser durch Mennige oder noch schöner durch fein zerriebenes Silberbichromatpulver.

Ist die Menge der zweiten Flüssigkeit gegenüber der ersten Flüssigkeit und dem Pulver sehr klein, so äussert sich das Haften des Pulvers an der Flüssigkeitsgrenze darin, dass die Pulverteilchen durch anhängende geringe Mengen der zweiten Flüssigkeit zu flockigen Ballen verklebt werden. Als typisches Beispiel dafür kann folgender Versuch angeführt werden: Wenn man Glas- oder Quarzpulver längere Zeit mit Xylol zum Sieden erhitzt und dann die groben Partikel sich absetzen lässt, so schweben die feineren Teilchen zunächst noch im Xylol und senken sich erst ganz allmählich zu Boden. Da der Brechungsindex des Glaspulvers und des Xylols nicht sehr verschieden sind, so verursachen die Partikel nur eine leichte Trübung

des Xylols, vergleichbar dem Opalisieren einer Glykogen- oder Eiweisslösung. Setzt man aber dem Xylol ein ganz kleines Tröpfchen Wasser zu und schüttelt heftig um, so setzt sich das Wasser an den Glaspartikeln fest und verklebt sie zu weissen Flocken, die sich nach dem Umschütteln ganz rasch zu Boden senken.

Diese Flockungserscheinungen besitzen dem äusseren Augenschein nach eine sehr grosse Ähnlichkeit mit der Ausflockung kolloid gelöster Substanzen, und es erhob sich die Frage, ob der äusseren Ähnlichkeit auch der gleiche Vorgang zugrunde liegt. Man konnte ja, soweit es sich bei kolloiden Lösungen um Suspensionen relativ grosser Partikel handelt, wohl erwarten, dass sich die disperse Phase beim Zusammenbringen der Lösung mit einer zweiten Flüssigkeit analog verhalten werde wie die Suspensionen von Pulvern mit mikroskopisch sichtbaren Teilchen. Diese Folgerung hat unabhängig von mir auch W. Reinders[1]) gezogen und durch Versuche an Suspensionskolloiden bestätigt gefunden. Ich selbst hatte schon vorher Versuche mit einer nach Zsigmondy bereiteten kolloidalen Goldlösung angestellt und dabei gesehen dass das Gold zwar quantitativ an der Grenze von Wasser und Paraffinöl, Petroleum, Benzol haftete, aber bloss dann (übrigens anch nicht immer), wenn man die Lösung entweder ansäuerte oder Neutralsalze hinzufügte, so dass ihre Farbe von Rubinrot in Violett umschlug. Da dieser Farbenumwandlung eine Zunahme der Teilchengrösse entspricht, brachten mich diese Versuche auf die Vermutung, dass die Benetzungsformel auf das Verhalten sehr kleiner, aber noch nicht molekulardisperser Teilchen möglicherweise schon nicht mehr anwendbar sein könnte. Ebenso zweifelhaft war die Sache bei den hydrophilen Kolloiden. Auf der einen Seite schien die sogenannte „anomale Adsorption“ und manche andere Erscheinungen durch die Anwendung der Benetzungsformel einer ungezwungenen Erklärung zugänglich zu sein (vgl. meine zweite Abhandlung, S. 407 ff.). Andererseits mahnten auch hier Beobachtungen, die ich an Stärkekleister machte, zur Vorsicht. Zwar wurde der durch Ansäuern der Lösung ausgeflockte Jodstärkekleister durch Schütteln mit Paraffinöl oder Chloroform quantitativ an die Flüssigkeitsgrenze gezogen, Stärkekleister aus reinem Wasser aber nur zum Teil. Ich habe nun in der Zwischenzeit die Versuche

1) Die Verteilung eines suspendierten Pulvers oder eines kolloid gelösten Stoffes zwischen zwei Lösungsmitteln. Kolloid-Zeitschr. Bd. 13 S. 235. 1913.

an Stärkekleister weitergeführt und werde später ausführlich darüber berichten. Ehe ich aber zur Mitteilung derselben übergehe, möchte ich vorweg das Verhalten der in zimmerwarmem Wasser suspendierten Stärkekörner beschreiben. Die Kenntnis derselben ist nämlich nicht bloss für den Vergleich mit dem Verhalten des aus ihnen bereiteten Kleisters wichtig, sondern besitzt als Ergänzung der Versuche mit anorganischen Pulvern auch einen selbständigen Wert. Denn wenn wir die Betrachtung mit freiem Auge durch die mikroskopische Beobachtung ergänzen, so ergibt sich ein Resultat, das für die allgemeine Theorie des Haftens von Bedeutung ist.

Die eingangs angeführten Formeln beruhen auf dem Satz von der Konstanz des Randwinkels. Dieser aber ist, wie insbesondere P. Volkmann[1]) nachdrücklich betont, nur gültig, wenn die aneinanderstossenden Oberflächenelemente der verschiedenen Flüssigkeiten und des festen Körpers physikalisch unveränderlich sind und die Randlinie leicht verschieblich ist. „Beide Voraussetzungen sind bei endlichen Randwinkeln kaum praktisch vorhanden oder herstellbar; wir werden daher dem Satz von der Konstanz endlicher Randwinkel, abhängig von der Natur der aneinandergrenzenden Flüssigkeiten, einen ausschliesslich theoretischen, keinen praktischen Wert zuzusprechen haben“ (l. c. S. 252). Ähnlich steht es mit der Abhängigkeit des Randwinkels von den Grenzflächenspannungen der Flüssigkeiten und des festen Körpers: „Auch hier gelten innerhalb ziemlich weiter Grenzen unsere Bemerkungen über den Unterschied des theoretischen und praktischen Wertes des Satzes von der Konstanz des Randwinkels. In der Tat weisen die verschieden ausgeführten Messungen des Randwinkels von Quecksilber gegen Glas solche Unterschiede auf, so dass die Ausdrucksweise nicht unberechtigt erscheint: Die Werte des Randwinkels sind durch eine Reihe von Zufälligkeiten bedingt“ (l. c. S. 255).

Durch diese Bedenken wird in erster Linie ein etwaiger Rückschluss aus der Grenzadhäsion eines festen Körpers auf die Grösse der in Betracht kommenden Oberflächenspannungen getroffen. Aber auch die Nutzanwendungen und praktischen Folgerungen aus der Benetzungsformel werden dadurch zweifelhaft. Insbesondere würde sich die Frage erheben, ob nicht durch Verzögerungen in der Einstellung

1) Einführung in das Studium der theoretischen Physik, 2. Aufl. Teubner, Leipzig 1913.

des definitiven Wertes des Randwinkels, wie sie sich aus der Schwerbeweglichkeit und dem Hängenbleiben der Randlinie, zum Beispiel beim Eintauchen von trockenem Glas in Wasser oder beim Verdrängen von Wasser durch Chloroform vom Glas (vgl. meine erste Abhandlung, S. 398 ff.), ergeben, zeitliche Unterschiede im Verhalten fester Partikel an Flüssigkeitsgrenzen verursacht werden könnten. Solche zeitliche Unterschiede kommen vor. Zum Beispiel haftet FeS- oder CuS-Pulver unmittelbar nach dem Umschütteln quantitativ an der Grenze von Wasser und Amylalkohol, fällt dann aber, wenn die Tropfen der Alkoholemulsion wieder zusammenfliessen, von der Grenze ab ins Wasser hinein (vgl. S. 416 meiner ersten Abhandlung). Unter diesen Umständen wäre es nun sehr erwünscht, ein Material zu finden, an dem sich trotz Vorhandensein eines endlichen Randwinkels eine leichte Verschieblichkeit der Kontaktlinie nachweisen liesse und daran die Beobachtungen an den anderen Pulvern zu kontrollieren. Diese Möglichkeit liegt nun, wie im folgenden gezeigt werden soll, an den Stärkekörnern vor.

Versuche.

Ich gehe bei der Beschreibung zunächst aus von einem Präparat mit Benzin entfetteter Kartoffelstärke, das ich von Kahlbaum bezogen habe. Daneben benützte ich ein durch wiederholtes Waschen mit Ammoniakwasser gereinigtes Präparat von Arrowrootstärke, das mir Herr Geheimrat Meyer freundlichst überliess, wofür ich ihm auch an dieser Stelle bestens danke. Damit verglich ich dann das Verhalten von gewöhnlicher käuflicher Kartoffel- und Reisstärke. Die lufttrockenen Körner wurden in Wasser von Zimmertemperatur aufgeschwemmt und die dünne, milchige Suspension derselben mit einer zweiten Flüssigkeit, die mit Wasser nicht völlig mischbar war, geschüttelt. Als „zweite Flüssigkeit“ neben Wasser diente in den folgenden Versuchen regelmässig: Äther, Isobutylalkohol, Isoamylalkohol, Chloroform, Benzol, Petroleum und Paraffinöl (flüssiges Paraffin). Man schichtet über oder unter die wässrige Suspension der Stärkekörner eine etwas geringere Menge von einer dieser Flüssigkeiten, beispielsweise zu 3 ccm Wasser 2 ccm der zweiten Flüssigkeit. Schüttelt man dann um, so bildet sich zunächst eine feine Emulsion der zweiten Flüssigkeit in Wasser, danach aber verhalten sich die verschiedenen Flüssigkeiten verschieden.

Die Äthertropfen fliessen verhältnismässig rasch zu einer zu-

sammenhängenden „massiven" Ätherschicht zusammen, unter der später beim ruhigen Stehen nur ein ganz schmaler Saum feiner Emulsionströpfchen übrigbleibt. An diesem Rand haftet auch ein äusserst geringer Bruchteil der entfetteten Stärkekörner. Der weitaus grösste Teil derselben schwebt zuerst frei im Wasser und setzt sich darin allmählich zu Boden. Bringt man von dem Rest der Ätheremulsion einen Teil mit einer Pipette auf den Objektträger und legt rasch, ehe der Äther verdunstet, ein Deckgläschen darüber, so kann man im Mikroskop die spärlichen, an den Äthertröpfchen haftenden Stärkekörner direkt beobachten. Erzeugt man durch Druck auf das Deckglas oder sonstwie eine Strömung, so sieht man, wie die Stärkekörner der kugeligen Oberfläche des Tropfens entlang gleiten und deutlich an ihr festgehalten werden. Man erkennt aber, dass dies nur mit geringer Kraft geschieht, denn bei einem stärkeren Stoss lösen sich die Stärkekörner von dem Äthertropfen glatt los. Es ist daher auch ganz begreiflich, dass sich infolge der Manipulationen bei der Herstellung des Präparates schon eine Anzahl Stärkekörner abgelöst haben und frei im Wasser herumschwimmen. Stellt man ein Präparat vom Bodensatz her, so sieht man darin bloss freie Stärkekörner verschiedener Grösse, denen keine Äthertröpfchen anhängen. Es sind also keine Überlastungserscheinungen, wie sie im folgenden beschrieben werden, vorhanden, die Stärkekörner haften dazu viel zu schwach am Äther, sie sind entweder überhaupt nicht an der Flüssigkeitsgrenze hängen geblieben oder infolge leichter Erschütterungen abgefallen. Ganz ähnlich ist das Bild beim Butylalkohol.

Beim Amylalkohol zeigt sich während des ruhigen Stehens nach dem Umschütteln sowohl die massive Alkoholschicht als auch die einzelnen Emulsionströpfchen an der Wassergrenze, umgeben von einem schütteren Mantel von Stärkekörnern. Auch im mikroskopischen Präparat aus der Emulsionsschicht merkt man das bessere Haften daran, dass an den Alkoholtröpfchen ganze Reihen von Stärkekörnern haften, die sich durch Stoss nicht mehr so leicht wegtreiben lassen wie beim Äther, sondern dabei der kugeligen Oberfläche entlang gleitend ausweichen. Trotzdem hebt auch der Amylalkohol nicht alle Stärkekörner mit sich empor, vielmehr bleibt auch hier der grösste Teil derselben nach dem Schütteln im Wasser und fällt zu Boden.

Benzol, Petroleum und Paraffinöl werden nach dem Schütteln mit der wässrigen Suspension von Stärkekörnern zum Teil

in eine bleibende Emulsion umgewandelt, deren Tropfen und Tröpfchen am Zusammenfliessen durch einen dichten Mantel aus Stärkekörnern gehindert werden. Nur ein Teil der zweiten Flüssigkeit vereinigt sich zu einer massiven Schicht, die aber auch von einem Mantel von Stärkekörnern umkleidet ist. Sind nicht allzuviele Stärkekörner zugegen, so werden sie von diesen drei Flüssigkeiten nach heftigem Schütteln und darauffolgendem ruhigen Stehen fast quantitativ emporgehoben. Nur ein ganz kleiner Rest sinkt zu Boden. Neigt man das Benzolröhrchen nach dem Emporsteigen der Emulsion etwas zur Seite, so fallen aus der Emulsionsschicht ganze Flocken herab und setzen sich am Boden ab. Dies sind die schon erwähnten Überlastungserscheinungen, über deren Ursache die mikroskopische Untersuchung volle Aufklärung bringt. Nimmt man nämlich ein wenig aus der Emulsionsschicht oder vom Bodensatz unter das Mikroskop, so sieht man neben grösseren Tropfen der zweiten Flüssigkeit, die von einem dichten Kranz von Stärkekörnern umrahmt sind, auch Klumpen von den letzteren, die aneinander haften und sich bei Flüssigkeitsströmungen zusammen fortbewegen. Schon bei schwacher, noch besser bei stärkerer Vergrösserung erkennt man, dass an den Stärkekörnern, auch an solchen, die frei herumschwimmen, kleine Tröpfchen der zweiten Flüssigkeit hängen, die viel kleiner sein können als das Stärkekorn, und durch deren Vermittlung benachbarte Körner aneinander geheftet sind. So entstehen lockere Verbindungen zweier bis mehrerer Körner, die sich zwar durch starke Stösse voneinander lösen lassen, sonst aber als Klumpen oder Flocken aneinander, manchmal auch an einem sehr grossen Tropfen der zweiten Flüssigkeit daran hängen. Am schönsten ist dies beim Paraffinöl zu sehen, das nicht verdunstet und an dem die Stärkekörner auch am festesten haften. Beim Benzol muss man mit Rücksicht auf seine grosse Flüchtigkeit das mikroskopische Präparat recht schnell herstellen.

Beim Chloroform liegen die Verhältnisse ganz ähnlich wie beim Benzol, nur dass das dichtere Chloroform die Stärkekörner mit sich zu Boden reisst. Dort fliessen die grösseren Tropfen mit einem Mantel von Stärkekörnern umkleidet zusammen. Darüber schwebt im Wasser zunächst eine Trübung, die sich langsam als Flocken über der massiven Chloroformschicht absetzt. Unter dem Mikroskop besteht diese Trübung und der nachherige flockige Satz aus Klumpen von Stärkekörnern, die durch grössere bis kleinste

Chloroformtröpfchen verklebt sind. Daneben sieht man einzelne freie Stärkekörner, an denen zum Teil noch kleinste Chloroformtröpfchen hängen. Durch Druck und Verschieben des Deckgläschens kann man leicht Stärkekörner von den Chloroformtropfen entfernen. Das Haften ist also kein allzu festes. Daher ist es auch verständlich, dass wenigstens im Anfang nach dem Schütteln immer noch einzelne freie Stärkekörner im Chloroform schweben.

Alles zusammengefasst zeigen demnach die entfetteten Stärkekörner eine zunehmende Adhäsion etwa in der Reihenfolge: Äther, Butylalkohol, Amylalkohol, Chloroform, Benzol, Petroleum, Paraffinöl. Beim Benzol, Petroleum und Paraffinöl kann man von quantitativem Haften unter Überlastungserscheinungen sprechen, welch letztere beim Benzol stärker sind als bei den beiden anderen Flüssigkeiten. Das Chloroform bildet mit nur annähernd quantitativem Haften den Übergang zu den Flüssigkeiten, die entfettete Stärkekörner nach dem Umschütteln kaum mehr aus Wasser herauszuheben vermögen, dem Äther, Butyl- und Amylalkohol.

Arrowrootstärkekörner gaben mit Äther und Butylalkohol eine eben merklich dickere Emulsionsschicht als entfettete Kartoffelstärkekörner, sonst verhielten sich beide Präparate gegenüber den anderen Flüssigkeiten ganz gleich. Dagegen haften Reisstärkekörner des Handels, wie ich an zwei verschiedenen Präparaten feststellte, schon am Äther und Butylalkohol weitaus besser, als die entfettete Stärke. Am weitesten aber ging in dieser Beziehung ein ganz unreines Präparat von Kartoffelstärke, das ich hier vorfand, und das zum Teil schon durch Äther, von Butyl- und Amylalkohol unter geringen Überlastungserscheinungen zum überwiegenden Teil, von Benzol, Petroleum und Paraffinöl vollständig ohne jeden Bodensatz emporgehoben wurde. Wenn man sich die Bereitung der Stärke, wie sie A. Meyer[1]) näher beschreibt, vergegenwärtigt, ist das ganz begreiflich. Die Stärkekörner haben dabei Gelegenheit, sich mit Fett zu imbibieren, und dies kann ihr besseres Haften vollkommen erklären. Man kann auch entfettete Stärkekörner durch vorherige Behandlung mit Olivenöl, das man nachher grösstenteils wieder weglöst, so umwandeln, dass sie schon durch Äther zum guten Teil, noch mehr durch Butyl- und Amylalkohol emporgehoben werden.

1) Untersuchungen über die Stärkekörner, speziell S. 75 ff. Fischer, Jena 1895.

Mit solchen unreinen Präparaten von Stärke erhält man daher je nach den Umständen mehr oder weniger von der obigen Beschreibung abweichende Resultate, und ich lege deshalb meinen nachstehenden Versuchen ausschliesslich die Beobachtungen an entfetteter und an Arrowrootstärke zugrunde.

Mit Rücksicht auf die folgenden Versuche mit Stärkekleister habe ich ferner untersucht, wie das Haften von Stärkekörnern durch Zusatz von Chlornatrium, starkes Ansäuern mit Schwefelsäure und Sättigung des Wassers mit Ammonsulfat verändert wird. Es stellte sich heraus, dass das Haften der Stärkekörner an der zweiten Flüssigkeit in allen diesen Fällen begünstigt wurde, am meisten durch Sättigung mit Ammonsulfat. Aus stark angesäuertem oder kochsalzhaltigem Wasser werden entfettete Stärkekörner schon durch Butyl- und Amylalkohol sogleich nach dem Umschütteln quantitativ emporgehoben. Sobald aber die Emulsion zusammenzufliessen beginnt, tritt eine Erscheinung auf, die man auch bei manchen anorganischen Pulvern (zum Beispiel FeS an der Grenze von Amylalkohol und Wasser) beobachtet. Bei einer leisen Erschütterung des Gläschens, selbst bei dem Ruck, der durch das Zusammenfliessen der Emulsionstropfen verursacht wird, fallen die nur schwach haftenden Stärkekörner von der Emulsion wie ein Regen ins Wasser herab. Chloroform, Benzol, Petroleum und Paraffinöl heben die Stärkekörner aus Kochsalzlösung oder stark angesäuertem Wasser quantitativ und dauernd heraus. Aus gesättigter Ammonsulfatlösung werden entfettete Stärkekörner schon durch Äther zunächst quantitativ gehoben, fallen aber dann grösstenteils wieder ab. Am Butyl- und Amylalkohol haften sie unter diesen Umständen dauernd und quantitativ, und den Amylalkohol kann man so in eine haltbare Emulsion verwandeln.

Schluss.

Stärkekörner, insbesondere die der Kartoffel, mit denen ich vorwiegend gearbeitet habe, bieten gegenüber den meisten anorganischen Pulvern den Vorteil, dass sie eine ganz glatte, runde Kontur ohne scharfe Zacken und Kanten besitzen. Stellt man nun ein mikroskopisches Präparat von dem flockigen Bodensatz her, der sich nach dem Schütteln einer Suspension von Stärkekörnern mit Benzol, Petroleum oder flüssigem Paraffin abgesetzt hat, und erzeugt durch Verschieben des Deckgläschens oder durch Druck auf dasselbe eine Flüssigkeitsströmung im Präparat, so sieht man, wie die Stärke-

körner, welche einen grösseren Tropfen der zweiten Flüssigkeit umrahmen, mit grösster Leichtigkeit an der Flüssigkeitsgrenze entlang gleitend ausweichen. Während dieser Bewegung bleibt die Kontaktfläche des Stärkekorns mit der zweiten Flüssigkeit meist unverrückt an einer und derselben Stelle. Das liegt aber nicht, wie man zunächst vermuten könnte, an einer Unverschieblichkeit der Kontaktlinie der Flüssigkeitsgrenze mit der Oberfläche des Stärkekorns, durch welche das letztere etwa gerade an dieser Stelle an die zweite Flüssigkeit angeklebt wäre, sondern daran, dass die Flüssigkeitsströmung keine Rollungswirkung ausübt und nur eine seitliche Verschiebung erzeugt. Man erkennt dies leicht, wenn man Stellen des Präparats beobachtet, wo ein oder mehrere Stärkekörner an einem ganz kleinen Tröpfchen der zweiten Flüssigkeit haften. Diese kleinen Tröpfchen legen sich, wenn Deckgläschen und Objektträger nicht absolut fettfrei, sondern bloss in der gewöhnlichen Weise mit Wasser und Tuch gereinigt worden sind, leicht an eine Stelle des Glases fest an. Erzeugt man jetzt in der beschriebenen Weise eine Flüssigkeitsströmung im Präparat, so sieht man in diesem Falle die Stärkekörner in der Weise an den Tröpfchen entlang gleiten, dass sich die Berührungsfläche der beiden verschiebt, und zwar geschieht dies wiederum mit der grössten Leichtigkeit ohne jeden derartigen Ruck oder ein solches zeitweiliges Hängenbleiben, wie man dies bei der Verschiebung der Wassergrenze gegen trockenes Glas oder beim Verdrängen von Wasser durch Chloroform im Glasrohr beobachtet. Demnach ist von einem Festkleben der Tröpfchen an einer Stelle des Stärkekorns keine Rede, vielmehr ist die Berührungsfläche ausserordentlich leicht verschieblich. Daher fallen für unser Objekt, wie es scheint, jene Bedenken gegen die Anwendung der Benetzungsformel, auf die in der Einleitung hingewiesen wurde, weg. Zwar ist die leichte Beweglichkeit der Randlinie in unserem Falle bloss durch den Augenschein, nicht durch irgendwelche Messungen feststellbar. Für das Auge ist aber der Unterschied etwa gegenüber trockenem Glas, das in Wasser eingetaucht wird, so beträchtlich, dass man mindestens eine ganz verschiedene Grössenordnung der Verschieblichkeit in diesen beiden Fällen annehmen muss.

Dem steht nun gegenüber, dass es bei geeigneter Abänderung der Versuchsbedingungen gelingt, mit Stärkekörnern alle jene Erscheinungen bis in die Einzelheiten hinein ebenfalls hervorzurufen, die ich früher an anorgani-

schen Substanzen nachgewiesen hatte. Hierher gehört ausser partiellem und quantitativem Haften, den Überlastungserscheinungen und der Flockung insbesondere auch das vorübergehende Haften des Pulvers an der Flüssigkeitsgrenze, wie es im Falle von FeS an der Grenze von Wasser und Amylalkohol, im Falle der Stärkekörner nach Salzzusatz an der Grenze von Wasser und Butyl- oder Amylalkohol beobachtet wird. Diese Erscheinung kann nun nach dem Gesagten nicht auf eine Verzögerung in der Herstellung der vollständigen Benetzung durch Wasser bezogen werden. Vielmehr ergibt die genaue Beobachtung eine andere wahrscheinliche Erklärung für diesen Vorgang, die oben schon angedeutet wurde. Sobald nämlich zwei etwa übereinanderliegende grössere Tropfen der Emulsion zusammenfliessen, wird bei ihrer plötzlichen Vereinigung ein Stoss auf die seitlich befindlichen Tropfen ausgeübt, und durch diesen werden Partikel, die nur lose an der Grenze haften, von ihr abgelöst und fallen ins Wasser herunter. Dieses vorübergehende Haften ist also bloss als ein Zeichen geringer Grenzadhäsion zu bebetrachten. Das geht auch daraus hervor, dass man das ins Wasser herabgefallene Pulver durch neuerliches Schütteln wieder vorübergehend an die zweite Flüssigkeit heranbringen kann, bis es dann beim Zusammenfliessen der Emulsion wieder abfällt. Entspräche das Verbleiben im Wasser der definitiven Einstellung, so wäre eine Rückkehr an die Grenze natürlich ausgeschlossen.

Die gleichartige Wiederkehr aller Einzelerscheinungen des Haftens, wie sie uns übereinstimmend an anorganischen Pulvern und an Stärkekörnern begegnet, liefert uns demnach Grund zu der Annahme, dass die schwerere oder leichtere Verschieblichkeit der Kontaktlinie der Flüssigkeitsgrenze mit dem festen Körper zu jenen Nebenumständen gehört, die, wie zum Beispiel Form, Grösse und Dichte der Pulverteilchen, zwar das Ergebnis mit beeinflussen, deren Einfluss sich aber nur in jenen Fällen bemerkbar macht, in denen die Grenzadhäsion nur gering ist. Gewiss wird dadurch das Resultat ungenau. Aber wir dürfen nicht ausser acht lassen, dass ja der ganze Vorgang beim Schütteln so schlecht definiert ist, dass nur grosse Unterschiede im Haften Schlüsse über das Verhältnis der Oberflächenspannungen zulassen. In den Fällen geringer Grenzadhäsion, die zu partiellem Haften des Pulvers führen, werden wir infolgedessen auf eine genauere Analyse des Vorganges verzichten müssen. Ob dabei ein bestimmtes Teilchen an der Grenze haftet oder nicht, hängt hier in der Tat vom „Zufall", d. h. von unkontrollierbaren Nebenumständen ab.

Zusammenfassung.

Kartoffelstärkekörner sind wegen ihrer glatten, runden Konturen ein sehr günstiges Objekt zum Studium des Haftens fester Partikel an Flüssigkeitsgrenzen. Sie adhärieren an der Grenze von Wasser und von Äther, Butylalkohol, Amylalkohol, Chloroform, Benzol, Petroleum, Paraffinöl der Reihenfolge nach zunehmend besser. Ihre Grenzadhäsion wird durch Ansäuern des Wassers, in dem sie suspendiert sind, oder durch Zusatz von Kochsalz, besonders aber durch Sättigung mit Ammonsulfat erhöht. Durch Abänderung der Versuchsbedingungen kann man so an Stärkekörnern die Erscheinungsformen der Grenzadhäsion: teilweises und quantitatives, vorübergehendes und dauerndes Haften, Zusammenballung der Partikel durch anhaftende Flüssigkeitstropfen (Flockung), Emulsion der zweiten Flüssigkeit, in allen Einzelheiten zur Erscheinung bringen. Dies sowie die mikroskopische Beobachtung, dass die Berührungsfläche der Stärkekörner mit der zweiten Flüssigkeit sehr leicht verschieblich ist, ist für die Theorie des Haftens von Bedeutung. Die Versuche an Stärkekörnern sollen ferner zum Studium der Erscheinungen an Stärkekleister hinüberführen.

(Aus dem physiologisch-chemischen Institut der Universität Tübingen.)

Das Verhalten von Benzoylpropionsäure, Phenyläthylalkohol und Phenoxylessigsäure im Körper des Menschen und Hundes.

Von

H. Thierfelder und **Erich Schempp.**

Vor einiger Zeit fand der eine von uns zusammen mit Sherwin[1]), dass in den Körper eingeführte Phenylessigsäure, die von Hunden und Kaninchen als Phenacetursäure, von Vögeln als Phenylacetylornithursäure ausgeschieden wird, im menschlichen Harn als Phenylacetylglutamin erscheint. An diese Arbeiten schlossen sich Versuche an, über die wir im folgenden berichten.

Benzoylpropionsäure.

F. Knoop[2]) hat diese Säure schon Hunden gegeben und die wichtige Feststellung gemacht, dass sie zu Phenylbuttersäure reduziert und diese durch β-Oxydation in Phenylessigsäure umgewandelt wird, welche im Harn als Phenacetursäure erscheint.

Das von uns benutzte Präparat zeigte den richtigen Schmelzpunkt (116°) und Titrationswert (0,0587 g verbrauchten 3,25 ccm $\frac{n}{10}$-Lauge statt der berechneten 3,29 ccm).

Ein erwachsener Mann nahm innerhalb 23 Stunden dreimal 5 g als Natronsalz in wässriger Lösung. Der bis 14 Stunden nach der letzten Einnahme gelassene Harn wurde bei schwach alkalischer Reaktion eingeengt und nach Ansäuern mit Phosphorsäure 21 Stunden lang mit viermal erneuertem Äthylacetat im Lind'schen Apparat extrahiert. Die geringen Bodensätze wurden abfiltriert, die vereinigten Filtrate etwas eingeengt, die beim Stehen auftretenden Ab-

1) H. Thierfelder und C. P. Sherwin, Ber. d. d. chem. Ges. Bd. 47 S. 2630. 1914. Zeitschr. f. physiolog. Chemie Bd. 94 S. 1. 1915

2) Beitr. zur chem. Physiol. u. Pathol. Bd. 6 S. 150. 1905.

scheidungen abfiltriert, die Mutterlaugen weiter eingeengt und so fort, bis die Flüssigkeit auch nach längerem Stehen im Eisschrank ganz klar blieb.

1. Die Abscheidungen zeigten in wässriger Lösung nach Behandlung mit Tierkohle alle Linksdrehung. Die Lösungen wurden vereinigt und mit Äthylacetat extrahiert. Aus diesem schieden sich nach hinreichender Konzentration Kristallisationen ab, welche das für Phenylacetylglutamin und seine Harnstoffverbindung charakteristische Aussehen hatten.

2. Die essigätherische Lösung wurde verdunstet, der Rückstand im Scheidetrichter mit Wasser und Äther geschüttelt.

a) Aus der wässrigen Lösung liessen sich 0,3 g Hippursäure (Schmelzpunkt 187°) gewinnen. Da die Lösung Linksdrehung zeigte, wurde sie mit Äthylacetat extrahiert. Die aus diesem erfolgenden ebenfalls charakteristischen Kristallisationen wurden mit den oben erhaltenen vereinigt. Gesamtgewicht der farblosen vakuumtrockenen Substanz 2 g. Um den Harnstoff zu entfernen, wurde die wässrige Lösung mit Barytwasser alkalisch gemacht, mit Kohlensäure behandelt, eingeengt und nach Abfiltrieren des Bariumkarbonat zur Trockne gebracht, der Rückstand mit absolutem Alkohol ausgekocht, in Wasser gelöst und die wässrige Lösung nach Ansäuern mit Phosphorsäure und Abfiltrieren des Bariumphosphat mit Äthylacetat ausgezogen. Die auskristallisierende Substanz war Phenylacetylglutamin.

0,1360 g verbrauchten nach Kjeldahl 10,07 ccm $\frac{n}{10}$-Säure = 10,37 % N; berechnet 10,61 %.

0,0564 g verbrauchten bei der Titration 2,21 ccm $\frac{n}{10}$-Lauge; berechnet 2,14 ccm.

b) Die ätherische Lösung wurde verdunstet, der Rückstand der Wasserdampfdestillation unterworfen und das Destillat mit Äther ausgeschüttelt. Dieses hinterliess ein Öl, welches in Wasser unlöslich, in Äther, Alkohol, Schwefelkohlenstoff löslich war und alsbald kristallisierte. Die Wasserdampfdestillation wurde nun so lange fortgesetzt, bis das Destillat an Äther nichts mehr abgab. Das war erst der Fall, nachdem 10 Liter übergegangen waren.

α) Das Destillat. Die Rückstände aller Ätherausschüttelungen kristallisierten. Der Rest ätherlöslicher Substanz wurde dem Destillat durch Extraktion in einem grossen, mehrere Liter fassenden

Lind'schen Apparat entzogen. Auch dieser kristallisierte und zeigte dieselben Löslichkeitsverhältnisse.

Die Kristalle schmolzen bei ganz langsamem Erwärmen bei 36—37° C., ihre alkoholische Lösung drehte links. Die Substanz wurde nun mit Wasser versetzt und durch allmähliches Zufügen von Normalnatronlauge in der Hitze in Lösung gebracht. Dazu waren 37,9 ccm Lauge erforderlich. Die filtrierte und eingeengte Flüssigkeit kristallisierte schnell. Die Kristalle sind glashelle, sechsseitige Tafeln (nicht hexagonal), die eine ansehnliche Grösse erreichen. Wir beobachteten Formen mit einem Durchmesser von 1 cm. Wir gewannen sie in vier ganz farblosen Kristallisationen. Die Mutterlauge der letzten kristallisierte ihrer ganzen Menge nach in denselben sechsseitigen Tafeln. Nach dem Trocknen wog sie 0,3 g. Das Gewicht aller Fraktionen und der letzten Mutterlauge nach dem Trocknen bei 100° C. bis zum konstanten Gewicht betrug 6,89 g.

Analyse:

1. Fraktion: 0,0949 g Substanz: 0,2049 g CO_2, 0,0473 g H_2O,
0,1968 g Substanz: 0,0689 g Na_2SO_4 = 0,0223 g Na;
2. Fraktion: 0,0954 g Substanz: 0,2063 g CO_2, 0,0515 g H_2O;
3. Fraktion: 0,1135 g Substanz: 0,0403 g Na_2SO_4 = 0,0131 g Na;

$C_{10}H_{11}O_3Na$:	ber.	C 59,38	H 5,49	Na 11,38,
	gef.	C 58,88	H 5,58	Na 11,34,
		C 58,98	H 6,04	
				Na 11,50

Polarisation:

1. Fraktion: a) 0,3053 g Substanz. Gesamtgewicht der Lösung 7,5726 g. Spez. Gew. 1,0144. Prozentgehalt 4,03. Drehung bei 18° C. im 2-dm-Rohr bei Natriumlicht 1,07° nach links. Also $[\alpha]_D^{18°} = -13{,}09°$.
b) 0,4700 g Substanz. Gesamtgewicht der Lösung 7,4346 g. Spez. Gew. 1,0224. Prozentgehalt 6,32. Drehung bei 18° C. im 2-dm-Rohr bei Natriumlicht 1,68° nach links. Also $[\alpha]_D^{18°} = -13{,}00°$.
2. Fraktion: a) 0,2101 g Substanz. Gesamtgewicht der Lösung 7,0829 g. Spez. Gew. 1,0108. Prozentgehalt 2,97. Drehung bei 18° C. im 2-dm-Rohr bei Natriumlicht 0,75° nach links. Also $[\alpha]_D^{18°} = -12{,}49°$.
b) 0,2520 g Substanz. Gesamtgewicht der Lösung 7,0552 g. Spez. Gew. 1,0131. Prozentgehalt 3,57. Drehung

bei 18° C. im 2-dm-Rohr bei Natriumlicht 0,926° nach links. Also $[\alpha]_D^{18°} = -12{,}8°$.

4. Fraktion: 0,3356 g Substanz. Gesamtgewicht der Lösung 6,5657 g. Spez. Gew. 1,018. Prozentgehalt 5,11. Drehung bei 18° C. im 2-dm-Rohr bei Natriumlicht 1,28° nach links. Also $[\alpha]_D^{18°} = -12{,}29°$.

Es handelt sich also um das Phenylbutyrolakton und das phenyl-γ-oxybuttersaure Natrium, und zwar um die linksdrehenden. Sie waren bisher nicht bekannt. Dass die l-Form des Natronsalzes in reinem Zustande, wenigstens in der 1. und 2. Fraktion, vorliegt, dafür spricht die gleiche Drehung beider und der Umstand, dass, wie aus dem folgenden zu ersehen ist, auch das aus Hundeharn nach Eingabe von Benzoylpropionsäure erhaltene Natronsalz dieselbe spezifische Drehung zeigt ($[\alpha]_D = -12{,}88°$)[1]). Die 4. Fraktion zeigte eine geringere spezifische Drehung und scheint eine kleine Menge des Salzes der inaktiven Säure zu enthalten. In den Schmelzpunkten der beiden Laktone zeigte sich kaum ein Unterschied, denn auch das inaktive Lakton schmilzt bei 37° C. [Jayne[2])]. Die Alkalisalze der inaktiven Säure sind von Burcker[3]) dargestellt worden, er hat sie aber nur als gummiartige Massen erhalten. Eine Nachprüfung bestätigte diese Angabe nicht. Das Natronsalz der von uns aus der Phenylisokrotonsäure über die Brombuttersäure dargestellten Phenyl-γ-Oxybuttersäure kristallisierte ebenfalls sehr schön und auch in denselben sechsseitigen Tafeln, nur mit dem Unterschied, dass hier die Dreizahl mehr ausgebildet war, bei den aktiven mehr die Sechszahl. Die Kristalle sind auch kleiner als die des aktiven Salzes und, wie es scheint, noch löslicher in Wasser. Beide lassen sich auch aus warmem Alkohol gut umkristallisieren. Das Kaliumsalz der aktiven Säure wurde zunächst als Sirup erhalten, aus dem sich ganz allmählich im Lauf einiger Wochen einzelne Kristalle, und zwar ebenfalls sechsseitige Tafeln, abschieden. Das Lithiumsalz kristallisierte leicht, aber in ganz anderen Formen.

---

1) Diese Annahme bedarf natürlich noch einer Bestätigung durch Untersuchung der spezifischen Drehung der Natronsalze der aktiven Komponenten der synthetischen Phenyl-γ-Oxybuttersäure.

2) Liebig's Ann. Bd. 216 S. 103. 1883.

3) Ann. de Chim. et de Phys. [5.] t. 26 p. 461. 1882.

β) Der Destillationsrückstand. Die nach Beendigung der Destillation hinterbliebene Flüssigkeit war hellgelb und enthielt in ganz geringer Menge schmierige und ölige Bestandteile. Sie wurde mit Kohle gekocht, filtriert und eingeengt. Es schieden sich neben etwas Öl Kristalle ab, die aus Wasser umkristallisiert völlig farblos waren und zunächst für Hippursäure gehalten wurden. Ihre Menge betrug 0,3 g. Die weitere Untersuchung machte es aber wahrscheinlich, dass es sich um eine Verbindung von Glykokoll mit Phenyl-γ-Oxybuttersäure ($C_{12}H_{15}NO_4$) oder mit Benzoylpropionsäure ($C_{12}H_{13}NO_4$) unter Wasseraustritt handelte.

0,0778 g Substanz: 0,1728 g CO_2, 0,0387 g H_2O,

0,0891 g Substanz verbrauchten nach Kjeldahl 3,42 ccm $\frac{n}{10}$-Säure = 4,79 mg N;

0,0308 g Substanz verbrauchten bei der Titration 1,3 ccm $\frac{n}{10}$-Lauge

$C_{12}H_{15}NO_4$: ber. Mol.-Gew. 237	C 60,73	H 6,38	N 5,91,
$C_{12}H_{13}NO_4$: ber. Mol.-Gew. 235	C 61,25	H 5,57	N 5,96,
gef. Mol.-Gew. 237	C 60,57	H 5,57	N 5,38.

Die Menge der Substanz reichte nicht hin, um durch eine Untersuchung der Spaltungsprodukte den Beweis zu erbringen.

Aus dem Mitgeteilten ergibt sich folgendes: Die eingeführte Ketosäure ist zur Oxysäure reduziert und von dieser die l-Form zum grössten Teil ausgeschieden worden, denn die isolierten 6,89 g Natronsalz entsprechen 6,14 g freier Säure, das heisst 81,0 % der theoretischen Menge[1]) (15 g eingeführte Ketosäure = 7,58 g l-Oxysäure). Die ausgeschiedene Menge war jedenfalls grösser als die isolierte und gewogene. Dass aber der ganze Fehlbetrag (19 %) auf die unvollkommene Isolierungs- und Reinigungsmethodik zurückzuführen ist, ist wohl auszuschliessen. Ein Teil der l-Säure ist weiter verändert. Die d-Form ist zur Phenylbuttersäure reduziert und diese, wenigstens teilweise, auf dem Wege der β-Oxydation in die Phenylessigsäure umgewandelt, welche sich mit Glutamin verbunden hat. Da 2 g Phenyläthylglutamin (zum Teil als Harnstoffverbindung) erhalten wurden, so müssen mindestens 1,2 g der eingeführten 15 g Ketosäure, das heisst 8 % oder 16 % der d-Form der Oxysäure zu Phenylessigsäure abgebaut worden sein. Ein kleiner

1) Bei dieser Berechnung ist die kleine Menge inaktiven Salzes, welches den letzten Fraktionen offenbar beigemengt war, nicht berücksichtigt worden.

Teil der Keto- oder Oxysäure ist vielleicht in Verbindung mit Glykokoll getreten und in dieser Form zur Ausscheidung gelangt.

Die Ergebnisse stehen insofern im Einklang mit denen, welche Knoop beim Hunde erhielt, als in beiden Fällen eine Umwandlung der eingeführten Säure durch Reduktion und β-Oxydation zur Phenylessigsäure erfolgt. Diese wird, ebenso wie die direkt eingegebene, beim Hund als Glykokoll-, beim Menschen als Glutaminverbindung ausgeschieden. Beim Hund ist aber diese Bildung von Phenylessigsäure offenbar in grösserem Umfang vor sich gegangen und jedenfalls nicht vorwiegend oder gar ausschliesslich auf Kosten der d-Oxysäure, denn es wurde Phenacetursäure in „reichlicher Menge" erhalten und Phenyloxybuttersäure gar nicht gefunden, obgleich darauf geprüft worden ist. Die beim Menschen beobachtete Widerstandsfähigkeit der l-Modifikation zeigte sich also beim Hunde nicht. Doch verhalten sich die Hunde in dieser Beziehung nicht gleich. Bei einer Wiederholung des Versuches an unserem Hund fanden wir nach Eingabe von benzoylpropionsaurem Natrium neben Phenacetursäure auch Phenyl-γ-Oxybuttersäure, und zwar sowohl nach Zufuhr per os (16 g in 4 Tagen) als auch nach subkutaner Zufuhr (12 g in 3 Tagen). Es handelte sich auch hier um die l-Form.

Analyse:

0,1122 g Substanz: 0,2425 g CO_2, 0,0564 g H_2O;

0,0850 g Substanz: 0,0297 g Na_2SO_4 = 0,00962 g Na,

$C_{10}H_{11}O_3Na$: ber. C 59,38 H 5,49 Na 11,38,

gef. C 58,94 H 5,62 Na 11,32,

Polarisation:

0,2195 g Substanz. Gesamtgewicht der Lösung 5,5197 g. Spez. Gew. 1,0142. Prozentgehalt 3,98. Drehung bei 16° C. im 2-dm-Rohr bei Natriumlicht — 1,04°. Also $[\alpha]_D^{16°} = -12{,}88°$.

Quantitativ wurden diese Versuche nicht durchgeführt, so dass wir nicht sagen können, ein wie grosser Teil der l-Form zur Ausscheidung gelangte. Um hierüber etwas zu erfahren, haben wir demselben Hund synthetisches phenyl-γ-oxybuttersaures Natrium gegeben. Von diesem Salz hat Knoop[1]) schon festgestellt, dass es vom Hund zum Teil in Phenacetursäure übergeführt wird. Neben dieser Säure fand Knoop in reichlicher Menge Phenylbutyrolakton, und zwar wurden 53% erhalten (von 8 g der eingegebenen Säure 3,8 g Lakton). Eine Polarisation wurde nicht ausgeführt.

1) F. Knoop und R. Oeser, Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. 89 S. 141. 1914.

Unser Hund erhielt 2,9 g des inaktiven Salzes in Gelatinekapsel. Der Harn wurde 41 Stunden gesammelt, eingedampft und nach Ansäuern mit Phosphorsäure mit Äther extrahiert, der Rückstand des Äthers mit Wasserdampf destilliert, solange noch Lakton überging. Zur Überführung in das Natronsalz waren 6,5 ccm n-Natronlauge nötig. Die Lösung wurde eingedampft, der Rückstand mit heissem Alkohol aufgenommen, das Filtrat eingedampft und, nachdem es über Nacht im Exsikkator gestanden, gewogen. Das Gewicht betrug 1,39 g[1]). Es waren also etwa 45 % wieder ausgeschieden. Das Salz wurde fraktioniert aus Wasser kristallisiert. Alle Fraktionen kristallisierten in sechsseitigen Tafeln, und alle drehten links, aber die spezifische Drehung erreichte nicht den Wert, den wir dem Natriumsalz der l-Säure zuschreiben. Sie betrug für die erste Fraktion — 11,92°, für die dritte — 9,7°. Es waren also hier beide Modifikationen der Oxysäure weiter abgebaut worden, wenn auch von der d-Form mehr als von der l-Form.

Bei den Hunden ist offenbar die Angreifbarkeit der Komponenten der Phenyl-γ-Oxybuttersäure bei den einzelnen Individuen und auch bei demselben Individuum unter verschiedenen Umständen eine wechselnde. Ob das auch für den Menschen zutrifft, lässt sich noch nicht sagen, da wir bisher nur einen Versuch angestellt haben.

Phenyläthylalkohol.

Diese Substanz ist schon früher von Neubauer[2]) einem Menschen, und zwar einem Alkaptonuriker, eingegeben worden, um sie auf ihre Überführung in Homogentisinsäure zu prüfen. Diese erfolgte nicht, dagegen wurde ihre Oxydation zur Phenylessigsäure festgestellt: der mit starker Natronlauge gespaltene und dann angesäuerte alkoholische Harnextrakt gab an Petroläther eine Substanz ab, deren Schmelzpunkt und Titrationswert für diese Säure sprachen. Neubauer hielt für wahrscheinlich, dass sie im Harn als Phenacetursäure vorhanden war.

Versuch am Menschen.

Ein erwachsener Mann nahm 4 g. Der bei schwach alkalischer Reaktion eingedampfte Harn wurde nach dem Ansäuern mit Phosphor-

1) 6,5 ccm n-Natronlauge entsprechen 1,3 g phenyloxybuttersaurem Natrium. Der gefundene höhere Wert erklärt sich jedenfalls daraus, dass die Substanz noch nicht ganz trocken war.

2) Deutsches Arch. f. klin. Mediz. Bd. 95 S. 224. 1909.

säure mit dreimal erneuertem Äthylacetat im Lind'schen Apparat extrahiert. Nach Abfiltriren der aus den beiden ersten Extrakten ausgeschiedenen Kristallisationen wurden alle vier abdestilliert, die Rückstände gemeinsam in wenig Wasser gelöst und mit Tierkohle behandelt. Die wässrige Lösung, welche links drehte, wurde nach Entfernung auskristallisierter Hippursäure abermals mit Äthylacetat extrahiert. Die aus ihm ausgeschiedenen Kristallisationen vereinigten wir mit den zuerst erhaltenen und lösten sie in kochendem Äthylacetat (auf 1 g 100 ccm). Beim Erkalten schieden sich Kristalle ab (erste Fraktion), und nach stufenweisem weiteren Einengen der Mutterlauge wurden weitere drei Fraktionen erhalten. Die Schmelzpunkte lagen zwischen 98 und 107° C. und waren unscharf.

Bei der Titration erwiesen sich die beiden ersten als reines Phenylacetylglutamin, während in den beiden letzten Gemenge dieser Substanz und ihrer Harnstoffverbindung vorlagen.

	Berechnet für	
	Phenylacetyl-glutamin	Harnstoff-verbindung
Fraktion 1: 0,0944 verbr. 3,51 ccm $\frac{n}{10}$-Lauge.	3,56 ccm	2,91 ccm
Fraktion 2: 0,0662 verbr. 2,55 ccm $\frac{n}{10}$-Lauge.	2,55 ccm	2,04 ccm
Fraktion 3: 0,0400 verbr. 1.34 ccm $\frac{n}{10}$-Lauge.	1,51 ccm	1,23 ccm
Fraktion 4: 0,0728 verbr. 2,48 ccm $\frac{n}{10}$-Lauge.	2,75 ccm	2,24 ccm

Analyse der Fraktion 1:

0,1604 g Substanz: 0,3469 g CO_2, 0,0894 g H_2O,

$C_{13}H_{16}N_2O_4$ ber. C 59,06 H 6,11,

gef. C 58,98 H 6,23,

Aus der Fraktion 3 gelang es nach dem früher beschriebenen Verfahren[1]), Harnstoff zu isolieren und als Nitrat zu identifizieren. Die Gesamtmenge des isolierten Phenylacetylglutamins betrug 2,25 g oder 26% der theoretisch möglichen Menge.

Versuch am Hund.

Der Hund erhielt an vier aufeinanderfolgenden Tagen im ganzen 14 g in Gelatinekapseln. Der an diesen Tagen und an dem auf die letzte Eingabe folgenden Tag gelassene Harn wurde gesammelt,

1) Ber. d. d. chem. Ges. Bd. 47 S. 2632. 1914.

wie im Versuch beim Menschen beschrieben, weiterbehandelt und mit Äthylacetat extrahiert. Wir erhielten 9,86 g einer Rohsäure, deren einzelne Fraktionen zwischen 136 und 143° C. schmolzen. Nach dem Umkristallisieren lag der Schmelzpunkt bei 143° C.

0,1957 g verbrauchten 10,16 ccm $\frac{n}{10}$-Lauge statt der für Phenacetursäure berechneten 10,13 ccm.

Es handelte sich also um Phenacetursäure. Die erhaltene Menge betrug 44,5% der theoretisch möglichen.

Ergebnis: Der Phenyläthylalkohol wird zu Phenylessigsäure oxydiert, die dieselben Verbindungen eingeht wie die direkt eingeführte. Dass nach subkutaner Zufuhr von Phenylacetaldehyd Hunde Phenacetursäure ausscheiden, hat schon Dakin[1]) festgestellt.

Phenoxylessigsäure.

Sie scheint sich nicht mit einem Stoffwechselprodukt zu vereinigen. Weder aus dem Menschen- noch aus dem Hundeharn gelang es, eine solche gepaarte Verbindung zu isolieren. Dagegen erschien die unveränderte Säure in reichlicher Menge.[2]) Aus dem Hundeharn wurden 55%, aus dem Menschenharn 61% der eingegebenen Säure in reiner Form wiedererhalten.

---

1) Journ. of biolog. Chem. Vol. 6 p. 235. 1909.

2) Anmerkung bei der Korrektur. Wie wir nachträglich fanden, haben schon Nencki und Giacosa (Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. 4 S. 337. 1880) festgestellt, dass Phenoxylessigsäure vom Menschen unverändert wieder ausgeschieden wird.

Ein chemisches Modell des Erregungsvorganges.

Von

Max Verworn.

Nachahmungen von Lebensäussserungen mit chemischen oder physikalischen Mitteln können wissenschaftlich verschiedene Ziele verfolgen. Abgesehen davon, dass sie zu Demonstrationszwecken dienen können, wenn sie die Veranschaulichung irgendeines physiologischen Vorganges im Auge haben, sind sie auch imstande, der Forschung wertvolle Dienste zu leisten, insofern sie einerseits die synthetische Probe auf ein bei der Analyse eines Lebensvorganges gewonnenes Ergebnis liefern und andrerseits ein Modell bieten, an dem gewisse Einzelheiten eines Lebensvorganges auch der analytischen Erforschung leichter zugänglich sind als an dem komplizierten lebendigen Objekt selbst.

Die Gefahr eines in Laienkreisen nicht seltenen Missverständnisses hinsichtlich des Zweckes und der Bedeutung solcher Versuche, die Gefahr der Annahme, dass diese Nachahmungen einzelner Lebensäusserungen den Zweck verfolgten, Leben künstlich im Laboratorium herzustellen, d. h. also eine Urzeugung experimentell zu beweisen, diese Gefahr braucht in wissenschaftlichen Kreisen nicht befürchtet zu werden. Handelt es sich ja doch bei allen solchen Versuchen immer nur um die Herstellung einer einfachen Analogie für irgendeinen kleinen Partialvorgang des Lebens, der im lebendigen Organismus ein einzelnes, abhängiges Glied bildet in einer zusammenhängenden Kette von zahllosen anderen, zu einem höchst komplizierten Ganzen vereinigten Gliedern.

Die künstlichen Analogien haben also von vornherein immer ihre eng gezogene Grenze und können selbstverständlich nicht mit dem lebendigen Vorbild identifiziert werden. Sie beweisen also immer nur, dass der betreffende spezielle Lebensvorgang auf physikalischem oder chemischem Wege zustandekommen kann, nicht aber, dass er genau so zustande kommt wie in dem künstlich hergestellten Modell.

In diesem Sinne sind alle die zahlreichen Versuche, einzelne spezielle Lebensvorgänge synthetisch mit chemischen oder physikalischen Mitteln darzustellen, aufzufassen. Ich erinnere nur an die schönen Versuche von Rhumbler, in denen er die Chemotaxis, die Nahrungsaufnahme, die Exkretion, die Skelettbildung, die Bildung der Kernteilungsfiguren und andere Lebensäusserungen der lebendigen Zelle an einfachen leblosen Objekten nachgeahmt und in ihren Prinzipien mechanisch verständlich gemacht hat. Ich erinnere ferner an die bekannten Versuche von Hermann, Boruttau u. a. am Kernleitermodell zur Aufklärung des Erregungsleitungsvorganges am Nerven. Ich nenne schliesslich die kürzlich veröffentlichten Versuche von Lux am Gasmodell zur Nachahmung des Refraktärstadiums, der rhythmischen Entladungen und der Hemmungserscheinungen [1]).

Die ersten Versuche der im folgenden mitgeteilten Untersuchungsreihe habe ich ursprünglich nur zu dem Zwecke angestellt, ein einfaches Demonstrationsschema für die oxydativen Zerfallsprozesse in der lebendigen Substanz zu gewinnen. Erst später habe ich mich dabei überzeugt, dass sich in der Tat in meinem Grundversuch das Prinzip der Zerfallsphase des Stoffwechsels, wie es sich aus physiologischen Erfahrungen ergeben hat, verwerten lässt zur synthetischen Nachahmung einzelner fundamentaler Tatsachen der allgemeinen Physiologie. Herrn Privatdozent der Physiologie Dr. Hess aus Zürich, der mir zeitweilig bei meinen Versuchen freundlichst assistiert hat, sowie Herrn Privatdozent der Chemie Prof. Dr. Gewecke in Bonn, der mich mit seinem Rat in liebenswürdigster Weise unterstützt hat, bin ich zu wärmstem Dank verpflichtet, den ich auch an dieser Stelle zum Ausdruck bringen möchte.

Das Modell des oxydativen Zerfalls.

Wegen der fundamentalen Rolle, welche die oxydativen Zerfallsprozesse als Hauptquelle für die energetischen Leistungen der tierischen Organismen spielen, lag mir daran, zur Demonstration des Prinzips ein möglichst einfaches Beispiel des oxydativen Zerfalls einer organischen Verbindung zu benutzen. Der Vorgang in der lebendigen Substanz besteht nach unseren Erfahrungen auf pflanzen- wie auf

1) Fritz Lux, Die rhythmischen Erregungsvorgänge im Nerven und deren analoge Darstellung durch eine physikalisch-chemische Methode. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 17. 1916.

tierphysiologischem Gebiet in der oxydativen Aufspaltung einer komplexeren Kohlenstoffverbindung, wie etwa Traubenzucker in einem wässerigen Medium durch ein Oxydationsmittel, wie die Oxydasen zu Kohlensäure und Wasser. Für meine ersten Experimente suchte ich zunächst nach einem geeigneten Oxydationsmaterial. Nach einigen Versuchen mit Traubenzuckerlösungen wählte ich als einfachsten Aldehyd den Formaldehyd und als kräftiges Oxydationsmittel die Salpetersäure. Ich brauche wohl nicht erst zu betonen, dass selbstverständlich dieser Prozess als solcher in der lebendigen Substanz nicht vorkommt.

Der äussere Verlauf des Prozesses ist folgender: Giesst man in ein Reagenzglas nacheinander etwa 5 ccm konzentrierter Salpetersäure und die gleiche Quantität 40 %iger Formaldehydlösung und lässt man das Reagenzglas, nachdem man ein grosses Becherglas über seine Öffnung gestülpt hat, ruhig stehen, so bemerkt man zunächst eine leichte Temperatursteigerung, die allmählich zunimmt. Nach kurzer Zeit beginnt die Flüssigkeit sich blassgelb zu färben. Man sieht einzelne kleine Gasblasen entstehen, die sich anfangs beim Aufsteigen in der Flüssigkeit wieder lösen. Schnell erfährt jetzt die Gasentwicklung und der Temperaturanstieg eine Zunahme. Plötzlich nimmt die Gasentwicklung unter starker Erhitzung einen stürmischen, explosionsartigen Verlauf, wobei gleichzeitig die Flüssigkeit sich wieder bis fast zu wasserhellem Aussehen entfärbt. Die Flüssigkeit stösst heftig aus dem Reagenzglase hervor, und das übergestülpte Becherglas füllt sich mit dichten, rotbraunen Dämpfen von Stickstoffdioxyd.

Nach erfolgter Explosion sinkt die Entwicklung ziemlich schnell wieder auf ein Minimum herab und erlischt in kurzer Zeit in dem Rest der im Reagenzglase zurückbleibenden Flüssigkeitsmenge vollständig, während die Temperatur allmählich absinkt.

Der innere chemische Vorgang verläuft indessen nicht so einfach, wie ihn die Gleichung

$$4\,HNO_3 + 3\,HCHO = 3\,CO_2 + 5\,H_2O + 4\,NO$$

erscheinen lassen könnte. Die Einzelheiten desselben sind, soweit ich ersehen kann, von seiten der Chemie bisher noch nicht zum Gegenstand einer genaueren Analyse gemacht worden. Eine Mitteilung von Vanino[1]) enthält nicht viel mehr als die kurze Angabe der Reaktion selbst. Zweifellos aber ist die rechte Seite der Gleichung

1) L. Vanino, Zur Darstellung von rauchender Salpetersäure. Ber. d. Deutsch. chem. Gesellsch. Bd. 32 H. 2 S. 1392. 1899.

nur das Endergebnis einer ganzen Anzahl von Partialreaktionen, die zum Teil nacheinander, zum Teil nebeneinander ablaufen und unter denen ich als die für das Verständnis des ganzen Vorganges wichtigsten nur die folgenden hervorheben möchte:

$$2\,HNO_3 = H_2O + 2\,NO_2 + O \quad . \; . \; . \; . \quad (I)$$

Diese Reaktion, bei der durch Zersetzung der Salpetersäure eine Bildung von Stickstoffdioxyd stattfindet, stellt den eigentlichen Ausgangsprozess für den Ablauf der gesamten Reaktion vor. Das ergibt sich aus folgenden Erfahrungen. Die käufliche, im Laboratorium in Glasflaschen aufbewahrte konzentrierte Salpetersäure zersetzt sich, je länger sie steht, um so mehr und enthält dementsprechend, je älter sie ist, um so mehr Stickstoffdioxyd gelöst. Ältere Salpetersäurequantitäten dieser Art lassen das ohne weiteres an ihrer Gelbfärbung erkennen. Für meine ersten Versuche benutzte ich solche in Flaschen bereits einige Zeit aufbewahrte Salpetersäure. Ich machte dabei die Beobachtung, dass die explosionsartige Reaktion mit Formaldehyd unter den oben genannten Bedingungen nach der Mischung beider Flüssigkeiten im Reagenzglase um so schneller eintrat, je mehr Stickstoffdioxyd die Salpetersäure enthielt. Das veranlasste mich, Versuche mit frisch im Vakuum destillierter Salpetersäure auszuführen. Dabei ergab sich, dass in der Tat ein solches Gemisch, ohne zu explodieren, lange Zeit aufbewahrt werden kann, aber nur unter der Voraussetzung, dass man die beiden Flüssigkeiten nach dem Zusammengiessen im Reagenzglase sofort gründlich durch Schütteln vermischt. Alsdann tritt in dem Gemisch nur anfangs eine leichte Temperatursteigerung auf, die allmählich wieder verschwindet. Mischt man dagegen die beiden Flüssigkeitten nach dem Zusammengiessen nicht gut durcheinander, so dass sich Grenzflächen zwischen beiden bilden, so erfolgt die explosionsartige Reaktion sehr bald, und zwar geht der Prozess von der Grenzfläche aus. Hier tritt zuerst eine grüne bis gelbe Verfärbung einzelner lokaler Partien auf unter Entwicklung von Gasblasen, und diese Reaktion pflanzt sich alsbald durch die ganze Flüssigkeitsmenge fort. Dieser erste, die Gesamtreaktion einleitende Partialprozess (Reaktion I) zeigt sich äusserlich an durch das Auftreten der Gelbfärbung infolge des Freiwerdens von Stickstoffdioxyd.

Die Reaktion I liefert das Sauerstoffatom für die Oxydation des Formaldehyds zu Ameisensäure:

$$HCHO + O = HCOOH \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \quad (IIa),$$

$$HCHO + NO_2 = HCOOH + NO \quad . \; . \; . \; . \quad (IIb).$$

Wieweit an dieser Oxydation die Reaktion IIa mit dem direkt aus dem Zerfall der Salpetersäure stammenden Sauerstoffatom und in welchem Maasse die Reaktion IIb beteiligt ist, lässt sich nicht ohne weiteres sagen, ist aber hier auch unwesentlich. Jedenfalls zeigt das Verschwinden der anfänglich aufgetretenen Gelbfärbung, dass das durch die Reaktion I gebildete Stickstoffdioxyd weiter zu Stickoxyd reduziert wird. Ferner werden wir annehmen dürfen, dass bei der Oxydation des Formaldehyds zunächst die Zwischenstufe der Entstehung von Ameisensäure durchlaufen wird, wenn das auch namentlich bei stürmischem Verlauf der Reaktion auf der Höhe des explosiven Zerfalls ausserordentlich schnell geschehen muss. Schliesslich erfolgt aber Oxydation des Formaldehyds bis zu den Endprodukten Kohlensäure und Wasser:

$$NO_2 + HCOOH = CO_2 + H_2O + NO \quad . \quad . \quad . \quad \text{(III)}$$

Das freiwerdende Stickoxydgas oxydiert sich beim Entweichen mit dem Sauerstoff der Luft sofort wieder zu Stickstoffdioxyd, das die dicken, braunroten Dämpfe liefert, die nach der Reaktion schiesslich das übergestülpte Becherglas erfüllen:

$$2\,NO + O_2 = 2\,NO_2 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad \text{(IV)}$$

Die grosse Neigung des Stickoxydes sich zu Stickstoffdioxyd zu oxydieren, lässt die Vermutung zu, dass auch während der Reaktion im Reagenzglase bereits das durch Sauerstoffabgabe aus Stickstoffdioxyd entstandene Stickoxyd sich mit Hilfe des bei dem Zerfall der Salpetersäure (Reaktion I) freiwerdenden O oder aber auch durch direkte Beförderung der Zersetzung der Salpetersäure in salpetrige Säure und Sauerstoff sich sofort wieder zu Stickstoffdioxyd regeneriert:

$$NO + HNO_3 = HNO_2 + NO_2 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad \text{(V)}$$

Nimmt man an, dass die Reaktion V in der Gesamtsumme der Partialreaktionen ebenfalls als ein Glied mit enthalten ist, so würde das Stickoxyd bzw. Stickstoffdioxyd bei der Oxydation des Formaldehyds als Sauerstoffüberträger die analoge Rolle spielen wie die Oxydasen als Sauerstoffüberträger in der lebendigen Substanz der Zelle. Die Analogie des Vorgangs mit den Oxydationsvorgängen im Stoffwechsel der lebendigen Zelle wäre dann noch grösser. Diese Annahme hat aber um so mehr Wahrscheinlichkeit für sich, als die starke Temperaturerhöhung, mit der die Reaktion verläuft, die Zersetzung der Salpetersäure oder doch zunächst die Lockerung des einen Sauerstoffatoms wesentlich begünstigen muss. Bei der weiteren Zersetzung der salpetrigen Säure würde dann wieder neues Stickstoff-

dioxyd neben Stickoxyd entstehen, indem sich erst unter Wasserabgabe Salpetrigsäureanhydrid (Stickstofftrioxyd) bildet, das sofort weiter zu Stickstoffdioxyd und Stickoxyd zerfällt:

$$2\,HNO_2 = H_2O + N_2O_3 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (VI)$$

$$N_2O_3 = NO_2 + NO \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (VII)$$

Am Ende der gesamten Reaktionskette ist neben Kohlensäure und Wasser nur noch Stickoxyd vorhanden, das entweicht und sich erst an der Luft wieder zu Stickstoffdioxyd oxydiert.

Die Erregung des oxydativen Zerfalls durch Reize.

Nach dem eben Gesagten stellt ein Gemisch von gleichen Teilen konzentrierter, im Vakuum destillierter Salpetersäure und 40%iger Formaldehydlösung, wenn es sorgfältig durchgeschüttelt ist, ein System vor, das einerseits ausserordentlich labil ist und zum oxydativen Zerfall neigt, andererseits aber unter geeigneten Bedingungen (bei mässiger Temperatur und Ausschluss chemischer Einwirkungen von aussen) lange Zeit unzersetzt aufbewahrt werden kann. Ich habe kleinere Proben solcher Gemische wochenlang im Reagenzglase oder Saccharimeter stehen lassen, ohne dass ihr Zerfall erfolgt wäre. Es liegt auf der Hand, dass ein solches System besonders geeignet ist für das Studium von Reizwirkungen.

Wie bei einem lebendigen System kann an ihm durch einen geeigneten Reiz der oxydative Zerfall willkürlich ausgelöst werden. Dabei bietet das System den grossen Vorteil einer ganzen Anzahl von äusseren Indikatoren für den oxydativen Zerfall, die wie die Verfärbung der Flüssigkeit durch Stickstoffdioxyd, die Wärmeproduktion, die Gasentwicklung äusserst augenfällig und bequem zu beobachten sind.

Wenn es richtig ist, dass den Ausgangspunkt für den oxydativen Zerfall des Gemisches das Freiwerden von Stickstoffdioxyd bildet, dann muss in einem Gemisch, das an sich nicht explosiv zerfällt, durch Hinzufügen von Stickstoffdioxyd von aussen her der explosive Zerfall ausgelöst werden können. Ich habe, um das zu prüfen, reines Stickstoffdioxyd aus Bleinitrat hergestellt und durch ein Reagenzglas, in dem sich etwa 5—10 ccm des nicht explodierenden Gemisches befanden, einige Blasen davon hindurchgeleitet. Ein Kontrollröhrchen des gleichen Gemisches, das nicht mit Stickstoffdioxyd versetzt war wurde gleichzeitig mit dem ersteren aufgestellt. Es dauerte einige Minuten, dann begann der oxydative Zerfall in dem mit Stickstoff-

dioxyd versetzten Reagenzglase. Es machte sich zunächst Gelbfärbung bemerkbar, feine Bläschen perlten auf, die Entwicklung wurde schnell stärker und verlief dann explosionsartig in der oben geschilderten Weise.

Das Kontrollröhrchen blieb dabei völlig unverändert. Hierfür, sowie für alle folgenden Versuche ist es allerdings nötig, die Vorsichtsmaassregel zu treffen, dass man das Kontrollröhrchen vor jedem Eindringen der bei der Explosion des andern Röhrchens entstehenden Stickstoffdioxyddämpfe sorgfältig schützt. Ich habe das dadurch erzielt, dass ich die Reagenzgläser, welche mit dem Gemisch beschickt waren, immer sorgfältig mit einem Wattepfropfen verschloss und jedes unter ein eigenes übergestülptes, grösseres Becherglas stellte. Das geringste Eindringen von Stickstoffdioxyddämpfen in ein an sich nicht explodierendes Gemisch löst auch in diesem eine Explosion aus. Es genügt daher auch, nur einige wenige Stickstoffdioxydblasen durch ein von selbst nicht explodierendes Gemisch hindurchzuleiten, um es schon alsbald zur Explosion zu bringen. Die geringste Quantität zugeleiteten Stickstoffdioxyds wirkt auf jedes labile, an sich aber nicht explodierende Gemisch von gleichen Teilen reiner Salpetersäure und 40%iger Formaldehydlösung als auslösender Reiz.

Dabei zeigt sich immer zwischen der Einwirkung des Reizes und den ersten sichtbaren Anzeichen des oxydativen Zerfalls ein deutliches Latenzstadium, während dessen das Gemisch schlechterdings keinerlei Veränderung äusserlich erkennen lässt. Es vergeht nach dem Hindurchlassen der Stickstoffdioxydblasen eine Zeit, die bei geringer Zuleitung von Stickstoffdioxyd länger, bei stärkerer kürzer ist, innerhalb deren die Flüssigkeit nicht den geringsten Unterschied irgendwelcher Art gegenüber der nicht „gereizten“ oder „infizierten“ Kontrollösung zeigt. Erst nachdem die gereizte Lösung einige Minuten bis eine Stunde und länger äusserlich unverändert gestanden hat, beginnt plötzlich die leichte Gelbfärbung, es folgt das Aufperlen von Gasblasen, dann die zunehmende Gasentwicklung und schliesslich die Explosion unter entsprechender Erhitzung.

Statt das an sich nicht explodierende Gemisch mit Stickstoffdioxyd zu infizieren, kann man auch einige Tropfen vom Reste eines kürzlich bereits explodierten Gemisches hinzusetzen. In diesem Rest ist immer noch eine gewisse Quantität Stickstoffdioxyd vorhanden,

die dann als auslösender Reiz auf das ruhende Gemisch wirkt. Dabei zeigen sich frisch explodierte Lösungen wirksamer als solche, die schon längere Zeit gestanden haben. Der Erfolg ist genau derselbe wie bei Infektion mit reinem Stickstoffdioxyd. Nach einem kürzeren oder längeren Latenzstadium, dessen Dauer einerseits von der Frische, andererseits von der Quantität der zur Infektion benutzten Lösung abhängig ist, beginnt die sichtbare Reaktion und verläuft in der beschriebenen Weise.

Das Latenzstadium kann nicht selten sehr hohe Zeitwerte erreichen. Es dauert bisweilen 1 Stunde und länger. Das sind Längen, die in der Tierphysiologie nicht bekannt sind, die aber ihr vollkommenes Analogon finden in der Pflanzenphysiologie. Bei den Erscheinungen der sogenannten „Reizinduktion" beobachtet man sehr häufig derartig hohe Zeitwerte. So gibt Fitting[1]) zum Beispiel an, dass er nach kurzer Einwirkung geotropisch wirkender Reize bisweilen Latenzzeiten von einer und mehreren Stunden fand, bis die geotropische Reaktion auf den Schwerereiz eintrat.

Auch Platinmoor wirkt als erregender Reiz auf ein ruhendes Gemisch von Salpetersäure und Formaldehyd. Bringt man in zwei Reagenzgläser gleiche Portionen des gleichen, vorher gut durchgeschüttelten Gemisches und infiziert man das eine mit einer winzigen Menge Platinmoor, so beginnt bereits wenige Minuten, nachdem sich das Platinmoor am Boden des Reagenzglases gesammelt hat, eine äusserst feine Gasentwicklung an der Oberfläche des Platinmoors. Längere Zeit, je nach der Menge des Platinmoors, etwa 10 bis 20 Minuten lang bleibt die Gasentwicklung sehr schwach. Nur eine dünne Säule von feinsten Bläschen steigt in der Flüssigkeit auf. Dann verstärkt sich die Entwicklung allmählich, und es folgt nunmehr der gewöhnliche Verlauf bis zur explosionsähnlichen Entladung. Das nichtinfizierte Kontrollröhrchen bleibt völlig in Ruhe. Stellt man ein Gemisch von Formaldehyd und etwas älterer Salpetersäure her, von dem man weiss, dass es nach einiger Zeit von selbst explodiert, und verteilt man gleiche Mengen davon auf zwei Reagenzgläser, von denen man das eine mit Platinmoor infiziert, das andere nicht, so erfolgt die Explosion in dem infizierten immer etwas früher als in dem nichtinfizierten. Das Platinmoor wirkt beschleunigend auf

1) Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. 41. 1905.

den Eintritt der Reaktion. Zweifellos dient also hier das Platinmoor als Sauerstoffüberträger, indem es aus der Salpetersäure unter Mitwirkung des Formaldehyds Sauerstoff frei macht und die Oxydation des Formaldehyds unterstützt.

Ausser den chemischen ist auch der thermische Reiz reaktionsauslösend wirksam. Es ist selbstverständlich, dass die Reaktion durch Erwärmen des Gemisches im Reagenzglase beschleunigt werden muss. Die Abspaltung von Stickstoffdioxyd aus der Salpetersäure wird durch Erwärmen des Gemisches befördert, und die Explosion tritt infolgedessen bei Erwärmung des Gemisches im Reagenzglase sehr schnell ein. Es genügt auch, das ruhende Gemisch durch Hineintauchen einer heiss gemachten Nadel lokal zu erwärmen, um nach einer kurzen Latenzzeit die Explosion auszulösen.

Zweifellos sind auch noch andere Reizarten imstande, die explosionsartige Reaktion auszulösen. Die hier genannten genügen aber vollständig, um die Analogie der Reizwirkungen mit denen an der lebendigen Substanz zu zeigen.

Die Lähmung des oxydativen Zerfalles.

Wie in der lebendigen Substanz der oxydative Zerfall durch Reize nicht nur erregt, sondern auch gelähmt werden kann, so vermögen gewisse Einwirkungen auch die Erregbarkeit des Modells herabzusetzen.

Das nächstliegende Mittel zu diesem Zwecke ist die Temperaturherabsetzung. Mischt man gleiche Quantitäten einer etwas älteren Salpetersäure und einer 40 %igen Formaldehydlösung auf einer Kältemischung und lässt man die eine Hälfte im Reagenzglase oder Becherglase stehen, während man die andere Hälfte einfach auf Zimmertemperatur kommen lässt, so enthalten von vornherein beide Lösungen die gleiche innere Möglichkeit zum Zerfall. Nach einem kurzen Latenzstadium zerfällt aber nur die bei Zimmertemperatur stehende Portion explosiv. Die abgekühlte Portion bleibt so lange unzerfallen, wie sie der Kälte ausgesetzt ist, obwohl sie Stickstoffdioxyd in einer Menge enthält, welche die Reaktion auszulösen imstande wäre, wie das Verhalten des Kontrollpräparates zeigt.

Eine Verminderung des Labilitätsgrades, also der Erregbarkeit des Gemisches, erzielt man auch durch Verdünnung desselben. Je mehr man dem Ausgangsgemisch von gleichen Teilen konzentrierter Salpetersäure und 40 %iger Formaldehydlösung Wasser zufügt, um so mehr

sinkt seine Neigung zum Zerfall. Es ist dann nötig, stärkere Reize anzuwenden, etwa stärkere Erwärmung, um die Reaktion auszulösen, die dann auch entsprechend schwächer verläuft. Man kann durch abgestufte Verdünnung die verschiedensten Abstufungen der Erregbarkeit erzielen bis zur völligen Unerregbarkeit hin.

Eine Verzögerung des Eintritts und Verlangsamung des Ablaufs der Reaktion, die ganz der Narkosewirkung an der lebendigen Substanz entspricht, ist auch zu erhalten durch Zufügung weniger Tropfen einer schwachen Harnstofflösung von etwa 20%. Man wählt am besten dazu ein Gemisch, das infolge eines schwachen Gehaltes von Stickstoffdioxyd nach einer Latenzzeit von 5—10 Minuten von selbst explodiert. Teilt man dieses Gemisch in zwei Hälften, die man in Reagenzgläser bringt, und setzt man zu der einen Portion etwa 5 Tropfen einer 20%igen Harnstofflösung, zu der anderen, die als Kontrollportion dient, ebensoviel Tropfen destillierten Wassers, so tritt die Reaktion in der ersteren später auf und verläuft langsamer und weniger stürmisch als in der letzteren Portion unter sonst gleichen Bedingungen. Der Harnstoff wirkt hier nach demselben Prinzip, wie es Bürker[1]) in seinen Elektrolyseversuchen zur Narkose für den Äther gefunden hat, indem das Narkotikum den Sauerstoff für sich zur eigenen Oxydation beschlagnahmt. Der Harnstoff wird durch das Stickstoffdioxyd, das in der Salpetersäure vorhanden ist, selbst zu Kohlensäure und Wasser oxydiert:

$$2\,(NH_2)_2CO + 3\,NO_2 = 2\,CO_2 + 4\,H_2O + 7\,N.$$

Infolgedessen wird das vorhandene Stickstoffdioxyd nicht zur Oxydation des Formaldehyds zur Verfügung stehen, und der oxydative Zerfall des Formaldehyds, das heisst der Eintritt der eigentlichen Explosion, wird verzögert.

Die Erregungsleitung.

Mit der Fortleitung und Ausbreitung chemischer Reaktionen von ihrem Ausgangspunkte auf weitere Strecken hat sich die Chemie wenig beschäftigt. Die Erscheinung hat mehr Interesse für die Probleme des Physiologen als für die des Chemikers. Mir ist nur eine Untersuchung Luther's[2]) bekannt geworden über die Fortpflanzung

1) Bürker, Eine neue Theorie der Narkose. Münchener med. Wochenschrift 1910.

2) R. Luther, Räumliche Fortpflanzung chemischer Reaktionen. Zeitschr. f. Elektrochemie Bd. 12. 1906.

chemischer Reaktionen, in der er unter anderem auch die Reaktion von salpetriger Säure mit Jodwasserstoff behandelt. „Salpetrige Säure oder NO wirkt hier als Zündmittel. Erstere reagiert rasch mit Jodwasserstoff und wird hierbei zu NO reduziert, welches durch Reaktion mit der Salpetersäure neue Mengen HNO_2 erzeugt usf.“

Ich habe die oben geschilderte Reaktion von Salpetersäure mit Formaldehyd besonders geeignet gefunden, von physiologischen Gesichtspunkten aus die Erscheinung der Fortpflanzung chemischer Reaktionen über weitere Strecken zu studieren. Die Anordnung der zu diesem Zweck angestellten Versuche war sehr einfach.

Eine etwa 1 m lange Glasröhre von 3 cm lichter Weite, deren beide Enden leicht nach einer Seite umgebogen waren (vgl. Fig. 1), wurde wagerecht aufgestellt, nachdem sie so mit einer kleinen Quantität feinen Quarzsandes beschickt war, dass nur ihr Boden, etwa bis zur Viertelhöhe ihres Durchmessers durch ihre ganze Länge hindurch von dem Sande gleichmässig bedeckt war. Dann wurde der Sand vom einen Ende der Röhre her mit einem nicht von selbst explodierenden Gemisch von reiner Salpetersäure und Formaldehydlösung benetzt, so dass er von einem Ende der Röhre bis zum anderen gleichmässig und reichlich damit durchtränkt war. Durch den Quarzsand wurden in der Röhre die bei der Reaktion sonst auftretenden Flüssigkeitsströmungen an ihrer stürmischen Ausbreitung verhindert und war ausserdem die Fortpflanzung der Reaktion wesentlich verlangsamt. Schliesslich wurde die Röhre an ihrem einen Ende durch einen losen Wattepfropfen verschlossen, damit die Stickstoffdioxyddämpfe nicht gleich von vornherein durch ihre ganze Länge hindurchgetrieben werden und so alle Punkte der Oberfläche des Gemisches gleichzeitig sekundär erregen konnten. An dem offenen Ende der Röhre wurde dann der reaktionsauslösende Reiz appliziert.

Bringt man an diesem offenen Ende auf den Sand einige Tropfen eines frisch explodierten Gemisches oder auch reine Salpetersäure, die reichlich Stickstoffdioxyd enthält, so vergeht zunächst ein mehr oder weniger langes Latenzstadium, je nach der Quantität der aufgetropften Flüssigkeit. Dann beginnt an der Infektionsstelle die sichtbare Reaktion. Es tritt ein Aufblähen des Sandes ein durch Gasblasen, welche die vorher glatte Oberfläche des nassen Sandes höckerig machen und dann unter Entwicklung von braunroten Stickstoffdioxyddämpfen platzen. Gleichzeitig erhitzt sich die Infektionsstelle. Während dieser Prozess mehr und mehr an Intensität zunimmt, be-

ginnt in der Nachbarschaft erst ganz schwach, nach und nach stärker werdend die gleiche Veränderung, erreicht den Höhepunkt und löst wiederum in ihrer Nachbarschaft die Reaktion aus usf., langsam durch die ganze Länge der Röhre hin. Während der Prozess sich auf die Nachbarschaft ausbreitet und dort sein Maximum erreicht, beginnt er an der vorhergehenden Strecke bereits wieder allmählich an Intensität abzunehmen. Die blasenförmigen Gaseruptionen in dem nassen Sande werden spärlicher und kleiner und hören schliesslich ganz auf. Die Oberfläche des Sandes wird wieder glatter. Der Erregungsprozess ist hier erloschen, während er in der Nachbarschaft noch audauert. So schreitet sehr langsam eine Erregungswelle durch die ganze Länge der Röhre fort, ausgehend von der Reizstelle, erlöschend schliesslich am anderen Ende der Röhre, hinter sich lassend die unerregbar gewordene Strecke, in welcher die Reaktion bereits abgelaufen ist.

Die vorliegende Anordnung liefert eine weitgehende Analogie zu der Erregungsleitung in der Nervenfaser, nur dass in dem künstlichen Modell räumlich alles stark vergrössert und zeitlich ungeheuer in die Länge gezogen erscheint. Wie im Nerven wird durch den Reiz ein oxydativer Zerfallsprozess ausgelöst, der sich in Form einer Erregungswelle durch die ganze Länge der Strecke fortpflanzt. Verschiedenartige Reize vermögen wie beim Nerven diese Reaktion hervorzurufen, denn alle oben genannten Reize erregen das Modell ebenso wie es in dem eben beschriebenen Fall das Stickstoffdioxyd tut. Wie beim Nerven besteht in dem Modell doppelsinnige Leitfähigkeit, denn richtet man die Röhre so ein, dass sie auch in ihrer Mitte eine Öffnung besitzt, so können von hier aus zwei Erregungswellen durch einen Reiz ausgelöst werden, die sich nach beiden entgegengesetzten Richtungen hin ausbreiten. Wie ich es zuerst für den Nerven nachweisen konnte[1]) und wie es später Adrian[2]) auf anderem Wege bestätigt hat, gilt auch für das Modell das „Alles- oder Nichts-Gesetz". Der oxydative Zerfall ist bei der angegebenen Konzentration des Gemisches und bei Zimmertemperatur immer maximal, wenn der Reiz überhaupt die Reaktion auszulösen

1) Max Verworn, Irritability. Silliman Lectures deliverd at Yale University in 1911. — Max Verworn, Erregung und Lähmung. Eine allgemeine Physiologie der Reizwirkungen S. 128 ff. Jena 1914.

2) E. D. Adrian, On the conduction of subnormal disturbances in normal nerve. Journ. of Physiol. vol. 45. Dez. 1912.

imstande ist. Ein submaximaler Zerfall kann durch schwächere Reize unter den genannten Bedingungen nicht ausgelöst werden. Das Modell hat, wie ich es für die entsprechenden Formen von lebendiger Substanz (Nerv, Herzmuskel usw.) kurz ausgedrückt habe[1]), „isobolischen" Charakter, d. h. der Zerfall ist immer gleich stark und unabhängig von der Reizstärke, mag der Reiz nur eben wirksam oder mag er sehr stark sein, im Gegensatz zu den „heterobolischen" Formen der lebendigen Substanz (Ganglienzellen, Rhizopoden, glatten Muskelzellen usw.), bei denen ein schwacher Reiz eine schwache, ein stärkerer Reiz eine stärkere Erregung auslöst. Da der Zerfall im Modell wie beim Nerven immer maximal ist, so folgt der Erregung auch stets eine vollkommene Unerregbarkeit, genau wie beim Nerven der Erregung ein „absolutes Refraktärstadium" folgt. Diejenige Stelle des Modellgemisches, die einmal erregt war und an der die Erregung abgelaufen ist, kann nie wieder durch Reize irgendwelcher Art erregt werden. Hier besteht allerdings ein fundamentaler Unterschied zwischen dem Modell und der lebendigen Substanz darin, dass das Modell nur die Zerfallsphase (Dissimilationsphase) des Stoffwechsels nachahmt, dagegen keine Aufbauphase (Assimilations- und Restitutionsphase) zeigt. Infolgedessen kann im Modell der Refraktärzustand, welcher der Erregung folgt, nicht vorübergehend sein wie bei aller lebendigen Substanz, die ja durch innere Selbststeuerung des Stoffwechsels den beim Zerfall entstandenen Verlust an zerfallsfähiger Masse sofort wieder ausgleicht. Beim Modell bleibt daher das Refraktärstadium nach der Erregung permanent, wie etwa bei dem erstickten Nerven oder der erstickten Ganglienzelle. Der isobolische Charakter des Modells, der es mit sich bringt, dass der Zerfall in jeder erregten Partie immer maximal ist, bedingt selbstverständlich wie bei der normalen Nervenfaser auch eine dekrementlose Leitung der Erregungswelle. Die Erregungswelle läuft an dem Modell von der Reizstelle aus ohne Intensitäts- und Geschwindigkeitsverlust über die ganze Länge der Röhre hin. Auf diesen Punkt möchte ich etwas näher eingehen.

In meinem Buche über „Erregung und Lähmung"[2]) und ander-

1) Siehe Anmerkung 1 auf voriger Seite.

2) Max Verworn, Erregung und Lähmung. Kapitel VI. Jena 1914.

wärts[1]) habe ich gezeigt, dass der isobolische oder heterobolische Charakter eines lebendigen Systems eine Funktion seines spezifischen Erregbarkeitsgrades ist. Man kann ein heterobolisches System, das auf schwache Reize nur mit einer schwachen Erregung reagiert, durch Steigerung seiner spezifischen Erregbarkeit in ein isobolisches System umwandeln, das dem „Alles- oder Nichts-Gesetz" folgt, und man kann ein isobolisches System, das auf alle überhaupt wirksamen Reizintensitäten immer mit gleicher, maximaler Erregung antwortet, durch Herabsetzung seiner spezifischen Erregbarkeit in ein heterobolisches überführen, das auf schwache Reize schwach, auf starke stärker reagiert. Die Ganglienzelle einerseits und der Nerv andererseits liefern hierfür sehr günstige Objekte.

Die maximale Erregbarkeitssteigerung der sensiblen Hinterhornzelle durch Strychninvergiftung macht dieselbe zu einem isobolischen System, denn das Rückenmark des Strychninfrosches folgt, wie Vészi[2]) gezeigt hat, dem „Alles- oder Nichts-Gesetz".

Umgekehrt machen alle Faktoren, welche die Erregbarkeit des Nerven herabsetzen, wie Erstickung, Narkose, Erwärmung, Veränderung seines Wassergehalts auf osmotischem Wege usw., die Nervenfaser zu einem heterobolischen System, das auf schwache Reize schwach, auf starke stärker reagiert. In diesem Zustande leitet der Nerv die Erregung mit Dekrement ihrer Intensität und Geschwindigkeit.

Es lag nahe, die am lebendigen Objekt, insonderheit die am Nerven gefundene Beziehung zwischen Erregbarkeitsgrad und isobolischem respektive heterobolischem Charakter auch an dem Modell nachzuprüfen und vor allem die Frage zu untersuchen, ob auch am Leitungsmodell durch lähmende Einflüsse eine dekrementielle Leitung hervorgebracht werden kann. Ich habe mich überzeugt, dass diese Frage in der Tat zu bejahen ist. Dabei verfuhr ich zunächst so, dass ich an der oben beschriebenen Leitungsröhre auf eine mittlere Strecke von etwa 20 cm ein weites Glasrohr als Mantel anbrachte, das an beiden Enden bis auf eine schmale Öffnung gegen die Leitungsröhre hin abgeschlossen war (Fig. 1). Die beiden Öffnungen wurden

1) Max Verworn, Physiologische Erregbarkeitstypen. Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn (Med. Abt.) In Deutsch. med. Wochenschr. 1916 Nr. 10.

2) Julius Vészi, Zur Frage des „Alles- oder Nichts-Gesetzes" beim Strychninfrosch. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 12. 1911.

je mit einem Gummischlauch verbunden, von denen der eine an einen grösseren Glasbehälter mit Eiswasser angeschlossen war, während der andere das aus dem Mantelrohr abfliessende Wasser in eine grössere Wanne abführte. Auf diese Weise konnte die mittlere Strecke des Leitungsmodells stark abgekühlt werden, sobald der Hahn des Eiswasserbehälters geöffnet wurde. Nunmehr wurde an dem offenen Ende der Leitungsröhre der auslösende Reiz appliziert.

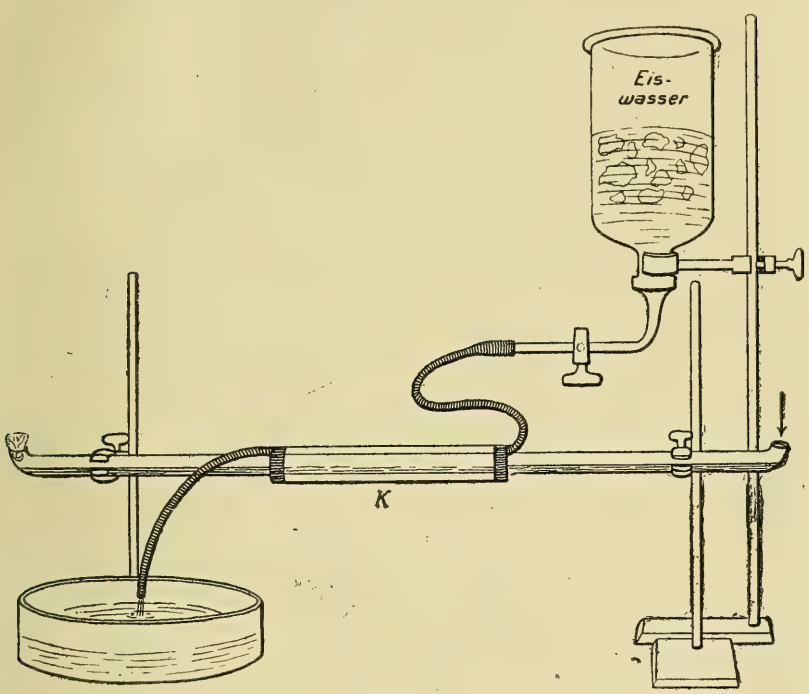


Fig. 1.

Als solcher wurde eine lokale Erwärmung des Röhrenendes durch eine Flamme oder durch Eintauchen eines heissen Nagels oder die Hinzufügung von einigen Tropfen gelber Salpetersäure benutzt. Nach dem entsprechenden Latenzstadium begann die Reaktion in der oben beschriebenen Weise an der Reizstelle und pflanzte sich von hier aus allmählich über die Röhre hin fort. Als die Reaktionswelle in die abgekühlte Stelle eintrat, begann sie an Intensität abzunehmen und verlangsamte ihr Vorrücken immer mehr, bis sie etwa in der zweiten Hälfte der abgekühlten Strecke vollständig erloschen war. Es ergab sich also ein starkes Dekrement nicht nur der Intensität, sondern auch der Geschwindigkeit im Fortschreiten der Reaktionswelle.

Bei diesen Versuchen war noch eine andere Analogie zum Verhalten der Erregungswelle im Nerven sehr häufig zu beobachten. Bekanntlich schwillt in einem Nerven, der in einer mittleren Strecke narkotisiert ist oder erstickt, die Erregungswelle, welche aus dieser Strecke in abgeschwächtem Zustande noch eben in die benachbarte normale Strecke wieder hinaustritt, in der letzteren sofort wieder zu ihrer maximalen Höhe an und wird in dieser Intensität entsprechend der dekrementlosen Leitung des normalen Nerven bis zum Erfolgsorgan weitergeleitet. Genau so verhielt sich die Reaktionswelle am Leitungsmodell. Gelangte dieselbe, wenn auch nur in kaum noch wahrnehmbarer Stärke bis über das Ende der abgekühlten Strecke hinaus, so schwoll sie hier wieder zu ihrer maximalen Höhe an und verlief in der nicht gekühlten Strecke wieder mit ihrer ursprünglichen Geschwindigkeit bis zum Ende der Röhre.

Eine dekrementielle Leitung ergab sich auch bei Versuchen mit einer etwas anderen Anordnung. Man kann den Labilitätsgrad des Salpetersäure-Formaldehydgemisches, wie oben gesagt, verringern, wenn man seine quantitative Zusammensetzung entsprechend ändert. Mischt man zum Beispiel Salpetersäure und Formaldehyd im Verhältnis von 1:3, so erhält man ein Gemisch, das viel weniger zum explosiven Zerfall neigt als das Gemisch 1:1. Oder fügt man dem Gemisch ein wenig Wasser hinzu, so wird die Zerfallsneigung dadurch stark vermindert. So hat sich zum Beispiel eine Mischung von zwei Teilen Salpetersäure, zwei Teilen Formaldehydlösung und einem Teil Wasser schon als ziemlich schwer erregbar durch die genannten Reize erwiesen. Beschickt man die Leitungsröhre mit einem Gemisch dieser Art, und reizt man dasselbe an dem offenen Ende mit einigen Tropfen alter Salpetersäure, so beginnt die Reaktion nach einigen Minuten an der Reizstelle und breitet sich von hier aus nur äusserst langsam und mit stark abnehmender Intensität aus, so dass sie schon nach einer Strecke von wenigen Zentimetern erloschen ist. Erwärmt man die Röhre in ihrem Verlauf ganz lokal von unten her an einer Stelle, so beginnt hier ebenfalls die Reaktion, um nach sehr langsamer Ausbreitung über eine kurze Strecke vollständig zu erlöschen.

Es ergibt sich demnach für das Modell das gleiche Abhängigkeitsverhältnis des Erregungsleitungsmodus vom spezifischen Erregbarkeitsgrade, wie es beim Nerven besteht: bei hohem Erregbarkeitsgrade leitet das Modell, wie der normale Nerv, die Erregungswelle

ohne Dekrement. Wird die Erregbarkeit in geeigneter Weise herabgesetzt, so leitet es wie der entsprechend behandelte Nerv mit Dekrement.

Was den Mechanismus des Prozesses der Erregungsübertragung betrifft, so ist derselbe bei den einfachen Verhältnissen des Modells in seinen wesentlichen Momenten vollkommen durchsichtig. Wie die Versuche zeigen, bildet die durch den primären äusseren Reiz ausgelöste Reaktion selbst wieder den Reiz für den nächsten Querschnitt, in welchem dadurch ebenfalls wieder derselbe oxydative Zerfall des Formaldehyds ausgelöst wird usf. Dasjenige Moment in der Reaktion, welches dabei als auslösender Reiz auf den nächsten Querschnitt wirkt, ist die Wärme, welche bei der Reaktion frei wird und nicht unbedeutende Grade erreicht.

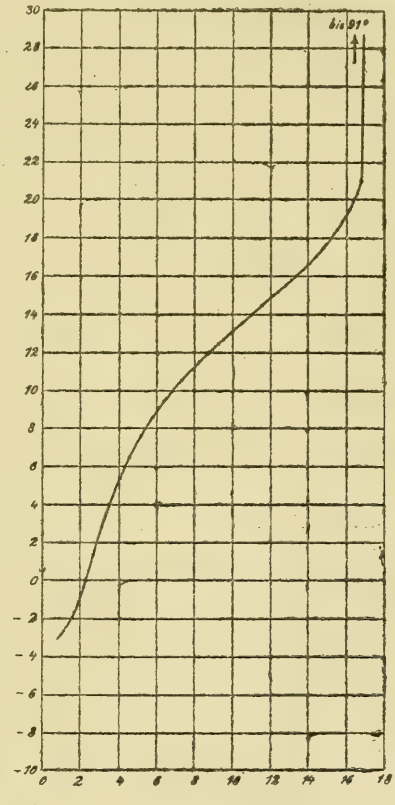


Fig. 2.

Um einen Begriff davon zu erhalten, wie die Temperatursteigerung in einer gegebenen Masse des Gemisches verläuft, habe ich bei einer Versuchsreihe im Reagenzglase die Temperaturänderung thermometrisch verfolgt. Benutzt wurde ein Gemisch von gleichen Teilen einer älteren Salpetersäure und 40 %iger Formaldehydlösung, das auf einer Kältemischung hergestellt war. Die beistehende Kurve (Fig. 2) zeigt den Verlauf der Temperatursteigerung, wobei die Abszissenwerte die Zeit in Abständen von 2 zu 2 Minuten, die Ordinaten die Temperatur von 2 zu 2° C. darstellen. Da das Gemisch im Reagenzglase eine Anfangstemperatur von einigen Graden unter Null hatte, während die Zimmertemperatur 22° C. betrug, so fand zunächst eine Wärmeaufnahme von aussen her statt. Infolgedessen interferieren im unteren Teil der beistehenden Kurve zwei

verschiedene Prozesse, wie der Verlauf der Kurve deutlich erkennen lässt: die Erwärmung durch äussere Wärmezufuhr und die Erwärmung durch die Reaktionswärme des Gemisches, während der obere Teil der Kurve über 22° C. nur die letztere Komponente zum Ausdruck bringt. Er zeigt einen plötzlichen Temperaturanstieg bis zu 91° C., welcher dem Maximum der Reaktion entspricht.

Diese ausserordentlich starke Erwärmung liefert neue Mengen von Stickstoffdioxyd, welche bei dem Versuch in der Leitungsröhre in der benachbarten, noch unzersetzten Strecke wieder neue Formaldehydmengen oxydieren, wobei wieder neue Wärmemengen geliefert werden, die wiederum in der noch unberührten Nachbarschaft die Reaktion auslösen usf. durch die ganze Länge der Röhre hin. Ist dagegen die Erregbarkeit des Modells, das heisst der Labilitätsgrad des Gemisches, durch Abkühlung an einer Strecke stark herabgesetzt, so wird der gleiche Reiz, das heisst die gleiche Wärmemenge, welche bei der Reaktion der vorhergehenden normalen Strecke frei wird, in der abgekühlten Partie einen verlangsamten Ablauf der Reaktion hervorrufen. Dem entspricht eine geringere Wärmeproduktion in ihr, auf Zeit- und Volumeneinheit bezogen, das heisst der Reiz für die nächstfolgende, noch nicht zerfallene Masse wird viel schwächer sein und infolgedessen eine noch stärker verzögerte Reaktion auslösen, bei der noch weniger Wärme geliefert wird usw. Mit anderen Worten: es wird sich ein Dekrement der fortschreitenden Reaktionswelle entwickeln bis zum vollständigen Erlöschen derselben.

Dasselbe gilt für alle Fälle, in denen die Erregbarkeit des Gemisches bis zu einem bestimmten Grade herabgesetzt ist, also auch für den eben genannten Fall der Erregbarkeitsherabsetzung durch Steigerung des Wassergehaltes. In einem solchen Gemisch lässt sich daher für den Fall, dass man als auslösenden Reiz die Zufuhr von Wärme benutzt, ohne weiteres sagen, dass die zur Auslösung der Reaktion in der Volumeneinheit nötige Energiemenge immer grösser sein muss als die, welche bei der Reaktion in der Zeit- und Volumeneinheit frei wird und auf die nächste Volumeneinheit selbst wieder als Reiz wirkt. Ist das nicht der Fall, so kann die Reaktion überhaupt nicht zustande kommen. Solche Gemische sind verhältnismässig stabil.

Für den Vergleich dieser Verhältnisse mit denen des Nerven ist indessen ein Punkt zu berücksichtigen. Im Modell ist die bei

der Übertragung der Reaktion von Querschnitt zu Querschnitt als Reiz dienende Energieform zweifellos die Wärme. Nicht so zweifellos ist das beim Nerven der Fall. Die ältere Anschauung, welche den Vorgang der Erregungsleitung im Nerven direkt mit dem Abbrennen einer Zündschnur verglich, hat das zwar ohne Bedenken stillschweigend angenommen. Indessen bietet doch der grosse Wassergehalt der lebendigen Substanz im Verhältnis zu der geringen Menge zerfallsfähigen Materials für diese Annahme nicht unbeträchtliche Schwierigkeiten[1]), und man wird daher für den Nerven sowie überhaupt für die lebendige Substanz allgemein eher an eine andere Energieform, etwa an die Elektrizität für die Übertragung der Erregung von Querschnitt zu Querschnitt denken. Die Beziehungen zwischen dem Labilitätsgrade eines chemischen Systems und seiner isobolischen oder heterobolischen Natur würden jedoch davon nicht berührt werden, ob man nun diese oder jene Energieform als erregungsübertragenden Reiz annimmt.

Zusammenfassung.

Aus gleichen Teilen reiner, im Vakuum destillierter Salpetersäure und 40 %iger Formaldehydlösung lässt sich ein Gemisch herstellen, das sich durch grosse Labilität auszeichnet und das bei Einwirkung gewisser „Reize" explosionsartig reagiert. Es findet bei der Reaktion ein oxydativer Zerfall des Formaldehyds zu Kohlensäure und Wasser statt, wobei die Salpetersäure durch Bildung von Stickstoffdioxyd den Sauerstoff liefert. Ein unter Benutzung von ganz reiner Salpetersäure durch sorgfältiges Schütteln hergestelltes Gemisch dieser Art bleibt bei mässiger Temperatur unzersetzt und zerfällt nur auf äussere Reize hin. Als zerfallsauslösende Reize können benutzt werden: Zufügung von Stickstoffdioxyd, Platinmoor, Erwärmung usw. Dem Moment der Einwirkung des Reizes folgt ein mehr oder weniger langdauerndes Latenzstadium, ehe die ersten wahrnehmbaren Zeichen der Reaktion auftreten. Das Latenzstadium ist unter Umständen so lang wie bei den bekannten „Reizinduktionen" der Pflanzenphysiologie. Wie die Reaktion durch die genannten Reize erregt werden kann, so wird sie durch andere Reize, wie Abkühlung, Zusatz von wenig Wasser, Zufügung einer verdünnten Harnstofflösung, gelähmt. In einer langgestreckten Röhre lässt sich

1) Vgl. Max Verworn, Erregung und Lähmung. Kapitel VI S. 142.

das Gemisch zur Herstellung eines Modells für die Erregungsleitung benutzen. Wird das eine Ende der mit dem Gemisch beschickten Modellröhre lokal „gereizt“, so schreitet die Reaktion langsam in Form einer Welle bis zum anderen Ende durch die ganze Röhre hindurch fort. Die Reaktion des Gemisches ist immer maximal. Das Gemisch stellt ein „isobolisches“ System vor, das dem „Alles- oder Nichts-Gesetz“ folgt und das die Reaktionswelle dekrementlos leitet. Durch alle Faktoren, welche die Erregbarkeit, d. h. den Labilitätsgrad des Gemisches herabsetzen, wird das Modell in ein „heterobolisches“ System übergeführt, das die Erregungswelle mit Dekrement leitet. Das Leitungsmodell verhält sich wie der Nerv, der im normalen Zustande ebenfalls dekrementlos leitet, im Zustande herabgesetzter Erregbarkeit dagegen mit mehr oder weniger starkem Dekrement der Intensität und Geschwindigkeit der Erregungswelle.

Pierersche Hofbuchdruckerei Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 05748